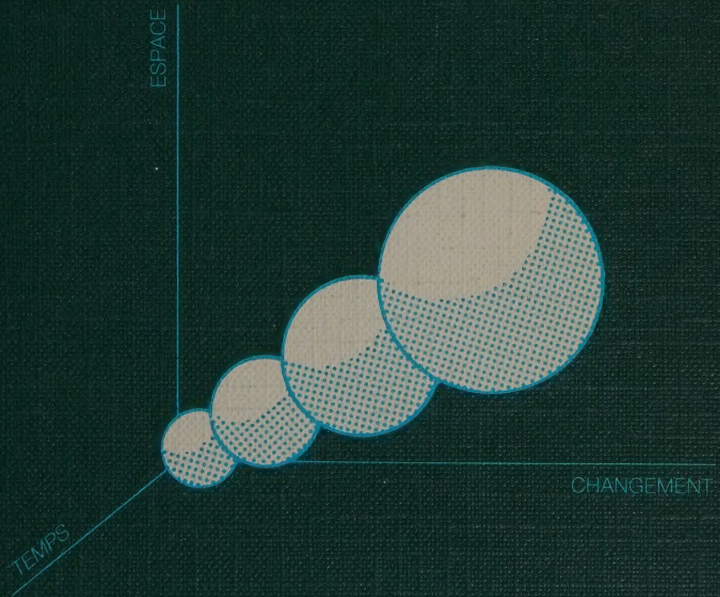


# Biogéographie évolutive

J. BLONDEL





Donat Ag. R.

X. 87

Zürich

+ 71. -

12. u. 07

CCL5

## BIOGÉOGRAPHIE ÉVOLUTIVE



## CHEZ LE MÊME ÉDITEUR

*Dans la même collection, voir page 4 de couverture.*

ABRÉGÉ D'ÉCOLOGIE GÉNÉRALE, par R. BARBAULT. *Collection Abrégés de sciences.* 1983, 224 pages.

ÉCOLOGIE DES POPULATIONS ET DES PEUPLEMENTS. Des théories aux faits, par R. BARBAULT. *Collection Biologie - Maîtrises.* 1981, 208 pages.

INTRODUCTION A UNE BIOLOGIE DES POPULATIONS, par J.-M. LEGAY et D. DEBOUZIE. 1985, 152 pages.

INTRODUCTION AUX MODÈLES MATHÉMATIQUES EN BIOLOGIE, par E. JOLIVET. *Actualités scientifiques et agronomiques de l'I.N.R.A.*, n° 11. 1983, 152 pages.

LA RÉGRESSION. Nouveaux regards sur une ancienne méthode statistique, par R. TOMASSONE et E. LESQUOY. *Actualités scientifiques et agronomiques de l'I.N.R.A.*, n° 13. 1983, 184 pages.

MODÈLES DYNAMIQUES DÉTERMINISTES EN BIOLOGIE, sous la direction de J.-D. LEBRETON et Cl. MILLIER. 1982, 208 pages.

LA VÉGÉTATION DE LA CHAÎNE ALPINE dans l'espace montagnard européen, par P. OZENDA. 1985, 352 pages.

LA CARTOGRAPHIE ÉCOLOGIQUE ET SES APPLICATIONS, par P. OZENDA. *Collection Écologie appliquée et sciences de l'environnement*, n° 7. 1986, 160 pages.



TABLE DES MATIÈRES

# BIOGÉOGRAPHIE ÉVOLUTIVE

Jacques BLONDEL

Directeur de recherche au C.N.R.S.

MASSON

Paris New York Barcelone Milan

Mexico São Paulo

1986

Tous droits de traduction, d'adaptation et de reproduction par tous procédés, réservés pour tous pays.

La loi du 11 mars 1957 n'autorisant, aux termes des alinéas 2 et 3 de l'article 41, d'une part, que les « copies ou reproductions strictement réservées à l'usage privé du copiste et non destinées à une utilisation collective » et, d'autre part, que les analyses et les courtes citations, dans un but d'exemple et d'illustration, « toute représentation ou reproduction intégrale, ou partielle, faite sans le consentement de l'auteur ou de ses ayants droit ou ayants cause, est illicite » (alinéa 1<sup>er</sup> de l'article 40).

Cette représentation ou reproduction, par quelque procédé que ce soit, constituerait donc une contrefaçon sanctionnée par les articles 425 et suivants du Code pénal.

© Masson, Paris, 1986

ISBN : 2-225-80801-5

ISSN : 0335-7473

---

MASSON S.A.	120, bd Saint-Germain, 75280 Paris Cedex 06
MASSON S.A.	Balmes 151, 08008 Barcelona
MASSON ITALIA EDITORI S.p.A.	Via Giovanni Pascoli 55, 20133 Milano
MASSON EDITORES	Dakota 383, Colonia Napoles, Mexico 18 DF
EDITORIA MASSON DO BRASIL Ltda	Rua Borges Lagoa 1044, CEP/0438 São Paulo S.P.

# TABLE DES MATIÈRES

AVANT-PROPOS .....	VIII
<b>CHAPITRE PREMIER. — BIOGÉOGRAPHIE ÉVOLUTIVE : CONCEPTS, MÉTHODES ET CHAMP D'APPLICATION .....</b>	<b>1</b>
<b>Qu'est-ce que la Biogéographie évolutive ?.....</b>	<b>1</b>
<b>Les différents types de processus biogéographiques.....</b>	<b>5</b>
Biogéographie évolutive : variation sur le thème du changement..	7
Changements graduels ou révolutions soudaines ?.....	8
<b>Processus biogéographiques à petite échelle.....</b>	<b>9</b>
Grandes subdivisions biogéographiques du globe.....	9
Différenciation des faunes et tectonique des plaques.....	11
Phylogénie et différenciation géographique.....	14
<i>L'établissement des phylogénies.....</i>	<i>14</i>
<i>Dispersion ou vicariance ?.....</i>	<i>16</i>
Gradients de diversité.....	18
<b>Relations entre richesses spécifiques et surfaces.....</b>	<b>21</b>
<b>Échelles de perception et niveaux d'organisation biologique : des     problématiques complémentaires.....</b>	<b>23</b>
<b>CHAPITRE II. — BIOGÉOGRAPHIE HISTORIQUE.....</b>	<b>32</b>
<b>Objectifs et méthodes de la biogéographie historique.....</b>	<b>32</b>
Une biosystématique périspécifique : la structure populationnelle de l'espèce.....	33
Structure populationnelle de l'espèce et reconstitution des étapes de la spéciation.....	35
<i>La super-espèce Asthenes flammulata.....</i>	<i>36</i>
<i>Le complexe Mus en Europe.....</i>	<i>38</i>
<b>Étude de cas.....</b>	<b>40</b>
Structure des faunes et spéciation dans le bassin amazonien.....	40
Origine, mise en place et développement des avifaunes dans le bassin méditerranéen.....	43
<i>Diversité et caractères biogéographiques des avifaunes.....</i>	<i>43</i>
<i>Spéciation dans l'aire méditerranéenne.....</i>	<i>46</i>
<i>Histoire et mise en place des avifaunes dans l'aire méditerranéenne.....</i>	<i>58</i>



<i>Dynamique spatio-temporelle et différenciation des faunes.....</i>	61
<b>CHAPITRE III. — ÉCOLOGIE DES PEUPELEMENTS.....</b>	65
<b>Caractérisation des peuplements.....</b>	66
Composition et structure des peuplements.....	67
Richesses spécifiques à l'échelle du secteur.....	69
Distribution des espèces et des peuplements à l'échelle du secteur.....	70
<i>Caractérisation des peuplements d'oiseaux du Parc National de la Vanoise.....</i>	71
<i>Oiseaux palustres méditerranéens.....</i>	72
<i>Peuplements d'oiseaux et successions écologiques.....</i>	73
<b>Structure des peuplements et coactions interspécifiques.....</b>	78
Compétition interspécifique.....	78
<i>Règles d'assemblage des peuplement.....</i>	80
<i>Composition taxinomique des faunes.....</i>	81
<i>Relations morphologiques entre espèces affines : divergence et convergence de caractères.....</i>	82
<i>Convergences écomorphologiques.....</i>	85
Prédation.....	88
<i>Belette, Campagnols et Mulots.....</i>	89
<i>Partage des ressources et prédation chez les oiseaux.....</i>	91
Compétition et prédation, deux forces évolutives indissociables...	94
<b>CHAPITRE IV. — BIOGÉOGRAPHIE RÉGIONALE.....</b>	96
<b>Distributions en mosaïque.....</b>	96
<b>Population, métapopulation, connectivité.....</b>	99
Métapopulation et génétique des populations.....	103
<b>Les perturbations spontanées en milieu forestier.....</b>	104
Agents de perturbation.....	105
Perturbations et sylviculture.....	107
<b>Perturbations naturelles, successions écologiques, métaclimax.....</b>	110
<b>Perturbations naturelles et stratégies démographiques.....</b>	112
<b>Régulation des diversités à l'échelle régionale.....</b>	115
Dispersion des diaspores végétales.....	116
<i>Agents abiotiques de dispersion.....</i>	116
<i>Agents biotiques de dispersion.....</i>	117
Peuplements d'oiseaux forestiers.....	123
<i>Les peuplements d'oiseaux de la forêt de Bialowieza (Pologne) .</i>	124
<i>L'effet de lisière .....</i>	129
<b>Fragmentation et isolement des biotopes.....</b>	130
Biogéographie régionale et conservation des communautés.....	133

<b>CHAPITRE V. — BIOGÉOGRAPHIE INSULAIRE ET LE SYNDROME D'INSULARITÉ.....</b>	<b>135</b>
<b>Le modèle de biogéographie dynamique.....</b>	<b>135</b>
<b>Les Vertébrés des îles méditerranéennes.....</b>	<b>138</b>
Les oiseaux.....	138
Échelle de l'aire méditerranéenne.....	139
Avifaune de la Corse.....	141
Composition, structure et dynamique des peuplements.....	144
Les mammifères des îles méditerranéennes.....	149
Mammifères non volants : des peuplements d'origine anthropique.....	149
Le cas des Chauve-souris.....	151
<b>Stratégies de survie en milieu isolé.....</b>	<b>151</b>
Ajustements écologiques.....	151
Populations abondantes.....	152
Élargissement des niches.....	152
Développement de la sédentarité.....	153
Modifications évolutives.....	154
Nanisme et gigantisme.....	155
Spéciation en milieu insulaire.....	157
Le syndrome d'insularité.....	157
<b>Théorie des équilibres dynamiques : la fin d'un mythe ?.....</b>	<b>158</b>
Le renouvellement d'espèces en milieu insulaire.....	159
Retour à l'équilibre de faunes sursaturées.....	162
Une théorie féconde mais dépassée.....	164
<b>CHAPITRE VI. — LES STRATÉGIES ADAPTATIVES.....</b>	<b>166</b>
<b>La niche écologique.....</b>	<b>167</b>
La théorie de la niche.....	167
Limites et faiblesses de la théorie de la niche.....	171
La niche de Grinnell et les stratégies adaptatives.....	171
<b>Les stratégies démographiques.....</b>	<b>172</b>
Cadre conceptuel et définitions.....	172
Limites de la théorie des stratégies démographiques.....	175
Des stratégies démographiques aux stratégies adaptatives.....	177
<b>Stratégies adaptatives et génétique des populations.....</b>	<b>179</b>
<b>Étude de cas.....</b>	<b>182</b>
L'exemple du Lézard vivipare.....	183
Les Cyprinodontes du Bassin de l'Ivindo (Gabon).....	185
Mésanges continentales et insulaires.....	188
<b>BIBLIOGRAPHIE.....</b>	<b>195</b>
<b>INDEX.....</b>	<b>219</b>



« La théorie de l'évolution domine aujourd'hui toute la biologie parce qu'elle rassemble dans les domaines les plus variés une masse d'observations qui, sans elle, resteraient isolées ; parce qu'elle lie entre elles toutes les disciplines qui s'intéressent aux êtres vivants ; parce qu'elle instaure un ordre dans l'extraordinaire variété des organismes et les unit étroitement au reste de la Terre ; bref, parce qu'elle fournit une explication causale du monde vivant et de son extraordinaire variété...

Quelle que soit sa spécialité, qu'il s'occupe d'écosystèmes, d'organismes, de cellules ou de molécules, il n'est pas un biologiste aujourd'hui qui n'ait, tôt ou tard, à se référer à l'évolution pour interpréter les résultats de son analyse. »

F. GROS, F. JACOB, P. ROYER,  
*Sciences de la Vie et Société*, 1979.

## AVANT-PROPOS

Il y a bien des façons de faire un livre de biogéographie comme en témoigne le contenu fort différent d'ouvrages récents dont le titre inclut ce mot : Croizat (1964), Lemée (1967), MacArthur & Wilson (1967), Udvardy (1969), MacArthur (1972b), Cox *et al.* (1973), Blondel (1979), Pielou (1979), Brown & Gibson (1983). Peu de biologistes, et en tout cas aucun de ceux qui viennent d'être cités, s'intitulent biogéographes mais tous se réclament d'autres spécialités : systématique, paléontologie, écologie, génétique, etc. La raison en est que la biogéographie moderne embrasse un champ de la connaissance d'une ampleur si phénoménale qu'on ne peut guère être biogéographe de profession. C'est à partir de sa propre spécialité qu'on puise dans les autres les ingrédients qui constituent tous ensemble la substance de la biogéographie. Faire un livre de biogéographie est très difficile et le principal problème est d'éviter deux pièges : le premier est de se laisser noyer sous la masse des faits et des idées sans réussir à les trier et les coordonner de façon logique et cohérente autour de quelques grands thèmes et principes généraux. Le second est de réserver une place démesurée à sa propre spécialité, ne sachant pas ou n'osant pas accorder aux autres la place qui leur revient. Pour tenter d'éviter ces pièges, encore que j'ai délibérément privilégié l'approche à moyenne et grande échelle qu'on pourrait appeler aussi « écologie évolutive », j'ai pris le parti de suivre quelques règles et idées-force.

La première était d'illustrer l'immensité du champ couvert par la biogéographie en soulignant les grands principes unificateurs qui cimentent des approches apparemment fort éloignées les unes des autres. Parmi ces constantes figure la référence continue à trois grandes échelles et leurs variations, celle de l'espace, celle du



temps et celle du changement. Elles sont les lignes de force majeures de tous les processus biogéographiques. Si l'on veut présenter la biogéographie comme une science cohérente ayant des objectifs propres, il est essentiel que les canevas de distribution des organismes et les mécanismes qui les sous-tendent soient analysés et interprétés le long de ces trois échelles qui sont étroitement intercorrélées. Une autre constante est celle de la référence aux processus évolutifs. En intitulant ce livre « Biogéographie évolutive », j'ai voulu signifier, comme l'avait écrit Dobzhansky, qu'aucun *mécanisme* biologique n'est interprétable, quelles que soient les échelles auxquelles il opère, si on ne le situe pas dans une perspective évolutive. On peut parfaitement identifier et interpréter des processus évolutifs même si on ne travaille pas directement à l'échelle de la dynamique des systèmes génétiques. La biogéographie moderne a pour objectif essentiel d'expliquer et d'interpréter la diversité du vivant et la régulation de cette diversité ; elle ne peut le faire qu'en s'appuyant sur les théories de l'évolution et du même coup, elle les fait progresser.

La seconde règle fut de mettre l'accent sur les développements les plus récents de cette discipline même s'ils ne reçoivent pas l'adhésion de tous et sont de ce fait sujets à controverse. Science ancienne s'il en fut, la biogéographie connaît depuis une vingtaine d'années un prodigieux regain d'intérêt qu'on peut attribuer à plusieurs causes : intégration de disciplines naguère cloisonnées, maturité de nouvelles sciences comme la biosystématique évolutive, rôle de plus en plus reconnu de la variabilité spatio-temporelle dans le déterminisme des distributions et des abondances, importance de l'histoire des faunes, des flores et des milieux, émergence de nouvelles approches et méthodes d'analyse, accélération des pressions humaines sur le milieu naturel qui suscite une demande croissante dans le domaine de la conservation de la nature. La biogéographie évolue de ce fait très rapidement et se trouve traversée par des courants de pensée plus ou moins antagonistes dus à l'apparition de théories alternatives de celles qui prévalaient il y a seulement quelques années. Ces affrontements d'idées se manifestent dans des domaines variés : rôle de la vicariance et de la dispersion dans les processus de spéciation, méthodes de reconstitution des phylogénies, mécanismes de structuration des peuplements à grande échelle, etc. Pour ne prendre qu'un exemple, l'école d'Hutchinson-MacArthur qui domina pendant vingt ans l'écologie des peuplements est aujourd'hui sérieusement ébranlée par l'émergence de nouvelles idées, de nouvelles méthodes, de nouvelles conceptions de la recherche, parfois même par l'exhumation d'anciennes théories que les modes avaient occultées. Cette renaissance de la biogéographie et la masse des travaux récents qui en témoignent font que cet ouvrage est très différent du précédent *Biogéographie et Écologie* publié en 1979, lequel se situait résolument dans le sillage de l'école de MacArthur. Ce livre aborde la biogéographie dans une optique très différente et plus complète qui tient compte des développements les plus récents de cette discipline de sorte qu'il n'y a que très peu de recoupements entre lui et son prédécesseur.

Ce bouillonnement d'idées tient au fait qu'un dialogue croissant s'instaure entre spécialistes provenant d'horizons différents tels que géologues, paléobiologistes, systématiciens, généticiens, biochimistes. L'affrontement des idées complique la tâche des auteurs d'ouvrages de synthèses mais il stimule la recherche et la réflexion de sorte qu'il est essentiel de présenter de façon aussi équilibrée que possible les différents points de vue. C'est ce que j'ai essayé de faire. Les nouvelles orientations de la biogéographie associent dans une même démarche les processus historiques et géologiques aux processus écologiques et génétiques. Désormais, la biogéographie

« historique » et la biogéographie « écologique » ne s'ignorent plus. Un exemple éloquent est celui de la différenciation des faunes des continents de l'hémisphère austral. L'histoire évolutive et biogéographique des Ratites a été reconstituée à partir d'une constellation d'arguments complémentaires issus de la tectonique des plaques, la paléontologie, l'anatomie comparée et la biochimie moléculaire. Bien que ma propre spécialité et les objectifs que je m'étais fixés m'aient conduit à privilégier les aspects écologiques de la biogéographie, j'ai réservé une place importante au rôle de l'histoire dans le déterminisme des distributions actuelles.

Face au foisonnement des idées et des exemples, la troisième règle fut de préférer développer, parfois assez longuement, des « études de cas » si possible choisies sur des sujets européens, à l'énumération d'un grand nombre d'exemples forcément peu détaillés. Ce livre ne se prétend nullement encyclopédique ; il cherche plutôt à fournir, à partir de ces études de cas, un certain nombre de bases conceptuelles et pistes de réflexion. Il a mûri à l'occasion d'un enseignement de biologie évolutive dispensé au troisième cycle « Sciences de l'Évolution » de l'Université de Montpellier. A cette occasion, les discussions avec les étudiants ont été particulièrement enrichissantes.

La quatrième règle concerne la bibliographie. La biogéographie moderne est par excellence une science des connections interdisciplinaires. Pour bien la dominer il faut avoir de bonnes connaissances techniques dans de nombreux domaines fort spécialisés. Comme les ouvrages de synthèse ne sont pas faits pour cela, il est essentiel d'orienter le lecteur vers la littérature spécialisée, d'où l'importance fondamentale des bibliographies qui sont le complément indispensable du texte. Je me suis donc efforcé d'indiquer les références qui permettront au lecteur d'approfondir les points que ni mes compétences ni le volume de ce livre ne permettraient de développer. Arrêtée en juin 1985, la bibliographie comporte 757 titres dont 236 (31 %) sont postérieurs à 1979.

On remarquera qu'aucun chapitre n'est spécifiquement consacré aux problèmes de conservation de la nature qui retiennent pourtant à juste titre une attention croissante de la part des grands organismes publics et de multiples associations. Pourtant, bien des problèmes de protection et de gestion des espèces et des espaces relèvent de la biogéographie telle qu'elle est conçue aujourd'hui. Après bien des hésitations, j'ai renoncé à faire un tel chapitre pour la simple raison qu'il aurait entraîné trop de répétitions. Une bonne partie de ce livre pourrait contribuer à établir les bases scientifiques (non exhaustives bien entendu) de bien des actions de protection et de gestion des faunes et des milieux.

J'ai largement bénéficié de l'aide qui m'a été apportée par de nombreux collègues et amis. F. Bonhomme, A. Brosset, P. Delattre, C. Ferry, J.D. Lebreton, C. Mourer-Chauviré, Ph. Orsini, Th. Pilorge, A. Pons, M. Reille et F. Vuilleumier ont relu de façon critique certaines parties du manuscrit et m'ont indiqué de très utiles références. P. Bouvarel m'a communiqué des documents inédits sur les perturbations en milieu forestier. J. Vilanova, M. Arbieu, A. Carrière, R. Ferris, Cl. Lacombe et D. Lacombe ont réalisé les figures et dessins. Ma femme Chantal a dactylographié le manuscrit. A toutes ces personnes, j'exprime ma plus sincère gratitude.

## CHAPITRE PREMIER

# BIOGÉOGRAPHIE ÉVOLUTIVE : CONCEPTS, MÉTHODES ET CHAMPS D'APPLICATION

### QU'EST-CE QUE LA BIOGÉOGRAPHIE ÉVOLUTIVE ?

La biogéographie peut être définie comme l'étude spatio-temporelle des diversités biologiques et de leur régulation dans des milieux hétérogènes et changeants. Parmi les multiples questions qui entrent dans le champ de la biogéographie, je retiendrai plus particulièrement celles-ci : quelles sont les causes de la diversité des organismes et quels en sont les mécanismes régulateurs, pourquoi certaines espèces ont de vastes répartitions et d'autres non, pourquoi certaines espèces existent sur les continents mais pas sur les îles voisines, quel est le rôle des facteurs actuels et passés de l'environnement sur les distributions d'espèces et leur variation, quel est le rôle de facteurs comme la compétition ou la prédation sur les distributions à grande échelle et par conséquent sur la structuration des peuplements, en quoi les contraintes variables de l'environnement exercent-elles des pressions de sélection qui façonnent chez différentes populations de la même espèce des stratégies particulières d'adaptation ? C'est à ces questions que ce livre s'efforcera d'apporter des éléments de réponse en s'appuyant sur quelques principes généraux.

1. L'expression « diversité biologique » doit être comprise dans trois sens complémentaires : *diversité taxinomique* tout d'abord, mais aussi *diversité écologique* et fonctionnelle qui s'applique à rechercher le déterminisme des formes, des fonctions et des structures, *diversité génétique* enfin.

2. Les processus qui déterminent les distributions spatio-temporelles opèrent à toutes les échelles du temps et de l'espace et à tous les niveaux de résolution des phénomènes, des grands complexes fauniques aux systèmes génétiques. Il n'y a pas lieu d'opposer les investigations à grande échelle sur des populations spatialement



limitées aux recherches à très petite échelle sur de vastes ensembles fauniques. L'objectif est identique même si les méthodes utilisées et les hypothèses explicatives sont différentes. Une démarche interactive entre différents niveaux de perception aux trois plans du temps, de l'espace et des paliers d'intégration biologique, loin de brouiller les cartes, est au contraire génératrice d'hypothèses de recherche qui se fécondent mutuellement. La compréhension de nombreux phénomènes biogéographiques nécessite un éclairage provenant d'horizons différents. Trop longtemps les écologistes ont considéré que l'évolution pouvait être ignorée de leurs préoccupations sous prétexte qu'ils travaillent à l'échelle d'un « temps écologique » suffisamment court pour que des processus évolutifs n'aient pas le temps de se manifester. Rien n'est plus faux, d'abord parce que la génétique des populations a amplement démontré que la structure des génomes peut se modifier très rapidement quand ils sont soumis à de fortes pressions de sélection, ensuite parce que l'histoire évolutive explique des contraintes d'ordre phylétique, morphologique, structurel et physiologique qui conditionnent les marges de manœuvre dont disposent les organismes pour s'adapter aux milieux. C'est parce que la diversité des organismes et leur organisation en peuplements dépendent de cette histoire qu'il est nécessaire de la prendre en considération.

3. Du point de vue précédent, il découle que les systèmes entrant dans le champ de la biogéographie concernent :

- *les ensembles fauniques*, en particulier l'étude de leur histoire évolutive (spéciation) et de leur développement en relation avec l'histoire des milieux,
- *les peuplements*, notamment les mécanismes de leur structuration et de leur régulation,
- *les systèmes populations-environnements* qui débouchent sur les notions de stratégies d'adaptation à des milieux hétérogènes et changeants,
- *les systèmes génétiques* puisque la différenciation génétique des taxons est l'*ultima ratio* de la diversification des organismes, qu'il s'agisse de spéciation au sens plein du terme ou de variation spatio-temporelle des populations.

Parce que trop souvent dans le passé certaines études de géographie écologique sur de vastes espaces ont manqué de rigueur et ont été battues en brèche par de nouvelles théories, certains comme Wiens (1983) recommandent de se limiter à des recherches d'associations d'espèces au moyen d'investigations locales à long terme. Ils ont raison dans la mesure où seules les études fines de biologie des populations permettent d'accéder à la connaissance des mécanismes de colonisation et d'adaptation. Mais ils ont tort s'ils déniaient la possibilité d'expliquer les canevas de distribution à petite échelle à partir d'autres méthodes et d'autres hypothèses.

4. Rien n'est plus désolant que de distinguer une « pensée écologique » et une « pensée évolutionniste ». La biogéographie telle qu'elle sera conçue dans ce livre abat les cloisons entre disciplines naguère séparées les unes des autres et recoupe largement d'autres disciplines comme l'écologie, la systématique, la paléontologie, la géologie et la génétique. Cette tendance à la complémentarité des disciplines est l'un des développements les plus frappants de la science moderne (Mayr 1983). Ces disciplines ne doivent plus s'ignorer mais s'appuyer mutuellement puisque leur intérêt est le même. Dès lors qu'on accepte de hiérarchiser les problèmes par réf-

rence à cet objectif commun qu'est la compréhension de la diversité du vivant, il n'existe plus ni barrières ni hiérarchies entre disciplines. La biogéographie moderne repose sur deux concepts clé : celui de population (au sens néodarwinien du terme) et celui de système qui implique des processus de régulation. Pendant longtemps se sont développées plus ou moins indépendamment l'une de l'autre une biogéographie historique s'appuyant sur la systématique évolutive et les sciences de la Terre et une biogéographie écologique se référant à l'étude écologique des populations et des communautés. Cette dernière fut récemment l'objet de recherches très actives dans le cadre de la théorie des équilibres dynamiques. Ce schisme qui donnait l'impression que la biogéographie est traversée par des courants de pensée antagonistes était dû au fait que ces deux approches n'opéraient pas aux mêmes échelles du temps et de l'espace. Dans la nouvelle problématique proposée aujourd'hui, elles devraient se rejoindre (Simberloff 1983) puisque la systématique et la biogéographie ont, dans cette optique de biologie évolutive, le même objectif final.

5. Depuis quelques années, les biologistes sont sensibilisés par les arguments développés par les philosophes des Sciences, en particulier Medawar (1969), Kuhn (1970) et surtout Popper (1973) pour qui une hypothèse ou un modèle ne doit être considéré comme scientifique que s'il est construit de telle manière qu'il puisse être réfuté. Par opposition à la démarche traditionnelle inductive, ils considèrent que seul est scientifique ce qui peut être soumis à vérification expérimentale. A vrai dire, cette position n'est pas nouvelle puisque Claude Bernard que Popper ne cite pas écrivait : « quand on veut trouver la vérité, on ne peut asseoir solidement ses idées qu'en cherchant à détruire ses propres conclusions par des contre-expériences ». Arguant du fait que l'accumulation de faits d'observation récoltés plus ou moins au gré du hasard sans théorie sous-jacente est antiscientifique et débouche sur des impasses, surtout que l'« unbiased observation is a myth » (Medawar 1969), un nombre croissant de biologistes adhèrent aujourd'hui à ce principe de la démarche hypothético-déductive. A partir des insuffisances de telle théorie traditionnelle ou de son incapacité à expliquer des faits, on formule une nouvelle hypothèse plus précise et plus contraignante qui propose une explication plausible mais non confirmée des données existantes sur tel ou tel phénomène biologique. On déduit alors les conséquences de cette hypothèse qui sont soumises à vérification dans le but, soit de la valider, soit de la réfuter. Cette démarche doit en principe éviter les explications *ad hoc* aux phénomènes observés, les « preuves » apportées étant déjà contenues dans la manière de poser les problèmes. Sage dans sa motivation première, cette attitude s'est radicalisée et a dégénéré en une querelle polémique de nature épistémologique sur la nature de la démarche scientifique. Un débat très vif dont on trouvera un exemple dans le numéro de novembre 1983 de l'*American Naturalist* à propos de l'organisation des communautés oppose des théoriciens comme Roughgarden (1979, 1983), qui défendent le principe de la multiplicité des critères pour asseoir un fait scientifique, aux partisans de la mise à l'épreuve d'hypothèses successivement réfutées (Strong *et al.* 1979, Connor & Simberloff 1979, Connell 1980, Simberloff 1980b). Ces derniers campent sur une position intangible qu'ils disent conforme à la pensée de Popper : il est impossible d'établir directement un fait scientifique. Seule la réfutation d'hypothèses successives le permet car le fait ne sera établi que si toutes les hypothèses sont réfutées sauf une seule qui le valide. Chaque hypothèse alternative doit être spécifiée comme « nulle », ce qui signifie qu'elle rejette dans sa logique l'*a priori* que constitue la connaissance empirique qu'on a sur l'organisation d'un système biologique et les

interactions entre ses différents constituants. Dans sa conception la plus radicale, l'hypothèse nulle est biologiquement vide, la nature réelle n'a pas de structure puisqu'aucun processus n'est invoqué pour produire la structure qu'elle prédit. Il s'agit donc d'une procédure aux règles strictes basée sur une séquence rigide de réfutations successives d'hypothèses alternatives. Par exemple, l'explication de la ségrégation écologique entre deux espèces voisines nécessitera d'abord la mise à l'épreuve d'une hypothèse de compétition ; si elle est réfutée, on en formulera une autre invoquant la prédation ; si elle est réfutée à son tour, on en formulera une troisième qui reposera par exemple sur l'existence de corrélations pléiotropiques entre interactions interspécifiques et l'évolution de certains aspects du phénotype etc. Strong *et al.* (1979) affirment que cette procédure a une « logical primacy » sur toute autre démarche, ce que démentent formellement leurs opposants qui soulignent la lourdeur d'une procédure qui dénie tout contenu informatif au bon sens et à l'expérience sous prétexte de s'aligner sur une position parmi d'autres possibles de la philosophie de la science. Cette « querelle des Anciens et des Modernes » non exempte de présupposés idéologiques, est radicale et se manifeste dans de nombreux domaines : structuration des communautés, mécanismes d'extinction-recolonisation, étalement des phylogénies, processus de spéciation (gradualisme *versus* punctualisme), etc.

La démarche reine pour établir un fait scientifique est évidemment l'expérimentation chaque fois qu'elle est possible (Schoener 1983a) et une méfiance croissante se manifeste à l'encontre de conclusions tirées par inférence à partir des seuls faits d'observation. Bien qu'inattaquable au plan de sa justification scientifique (mais pas toujours éthique), la manipulation du vivant n'est cependant pas toujours possible car elle ne peut s'appliquer que sur de tout petits espaces, sur des durées relativement brèves et sur certains groupes judicieusement choisis. L'expérimentation ne remplacera jamais totalement les faits d'observation car ces derniers peuvent être collectés plus rapidement et concernent davantage d'individus, d'espèces, de localités et d'époques que l'expérimentation. Les deux approches sont plutôt complémentaires que successives ou concurrentes. De plus, l'expérimentation est impossible quand il s'agit d'expliquer des processus de spéciation qui se sont déroulés au cours d'une longue histoire. C'est pourquoi elle ne saurait être érigée en règle absolue ; elle n'est rien de plus qu'un outil comme l'ordinateur ou le microscope. L'inférence logique et la vraisemblance de données indépendantes qui recoupent les mêmes faits peuvent être tout aussi convaincantes qu'une bonne expérience ou une démonstration statistique. Beaucoup de phénomènes biologiques sont singuliers et non reproductibles ; la recherche de leurs causes est une affaire locale qui ne se prête à aucune vérification à partir d'autres phénomènes. Les modèles qui sont une représentation abstraite d'un monde plausible sont nécessaires pour guider la recherche mais il faut se garder d'en être prisonnier et de leur accorder une valeur généralisatrice. Si la théorie de la biogéographie insulaire est validée par l'agencement des peuplements d'oiseaux d'un archipel du Pacifique mais pas par celui des peuplements d'un archipel finlandais, cela ne veut pas forcément dire que les uns ou les autres se sont trompés. Le problème n'est pas de savoir si un modèle est « vrai » ou « faux », ce qui est hors d'atteinte de la méthode scientifique, mais de rechercher dans quelle mesure les hypothèses qu'il contient peuvent être mises à l'épreuve à partir des faits d'observation. La valeur d'un modèle scientifique réside donc dans l'abondance et la pertinence des tests qu'il permet de faire et dans la possibilité offerte au chercheur de le réfuter (Tintant 1983). Ball (1975) suggère que toutes



les sciences passent par trois phases : une phase descriptive, puis une phase narrative dans laquelle des explications plausibles mais non prouvées sont données, enfin une phase analytique par laquelle des hypothèses concurrentes sont mises à l'épreuve. Le développement de cette troisième phase, signe de maturité de la science, commence à apparaître en écologie et en biogéographie, notamment par la généralisation de la méthode expérimentale et de la mise à l'épreuve d'hypothèses alternatives. Historiquement, le concept de biogéographie est passé par quatre phases correspondant à peu près aux prédictions de Ball. La première est descriptive, typologique et classificatrice ; elle connut son apogée au siècle dernier avec la définition des grandes subdivisions biogéographiques du globe. La seconde est analytique et fut d'ailleurs largement amorcée, mais de façon « narrative », par ces grands pionniers de la biogéographie que furent Sclater, Darwin, Wallace, Huxley, de Candolle. La biogéographie analytique s'efforce d'expliquer les mécanismes chorologiques et évolutifs de la mise en place et de la différenciation des faunes en relation avec l'histoire des milieux. La troisième phase est prédictive dans la mesure où elle propose de mettre à l'épreuve, c'est-à-dire infirmer ou valider certaines hypothèses explicatives sur des mécanismes aussi fondamentaux que la colonisation et l'extinction de populations locales en fonction de certains caractères des milieux. Un bon exemple de cette démarche prédictive est la théorie des équilibres dynamiques de MacArthur & Wilson (1963, 1967). Enfin, la quatrième phase que Ball n'évoque pas parce qu'elle est inapplicable au domaine de recherche qu'il discutait est expérimentale. Ne se contentant plus des « expériences naturelles » qui ne procèdent que par comparaison, beaucoup considèrent que seul le recours à l'expérimentation permet de mettre à l'épreuve une théorie.

## LES DIFFÉRENTS TYPES DE PROCESSUS BIOGÉOGRAPHIQUES

La biogéographie trouve donc un champ d'application à toutes les échelles du temps et de l'espace et il n'y a pas lieu d'opposer la biogéographie historique qui concernerait un « temps évolutif » et de vastes régions à la biogéographie prédictive ou expérimentale qui s'appliquerait à un « temps écologique » dans des situations locales. Pour fixer les idées et définir un cadre opérationnel le long de ce double continuum du temps et de l'espace auquel j'en rajouterai un troisième dans le paragraphe suivant, on peut imaginer avec Simberloff (1974), Vuilleumier (1977b), Blondel & Choisy (1983), à la suite de Haggett & Chorley (1969) et Wilson (1969) que les processus biogéographiques puissent être étudiés à cinq principaux types d'échelles du temps et de l'espace qui correspondent à différents types d'information géographique et biologique (fig. I-1).

**1. Processus paléontologiques et paléobiogéographiques.** Ce sont l'ensemble des phénomènes évolutifs de diversification et de mise en place des flores et des faunes à l'échelle de continents entiers et qui se sont déroulés sur des durées très longues. Il s'agit de l'histoire de taxons de rang supérieur à l'espèce et des variations des diversités organiques en relation avec les événements physico-chimiques, climatiques et géologiques majeurs de la planète, tels la dérive des continents, d'après la théorie de la tectonique des plaques dont Hallam (1976) fit un excellent résumé.

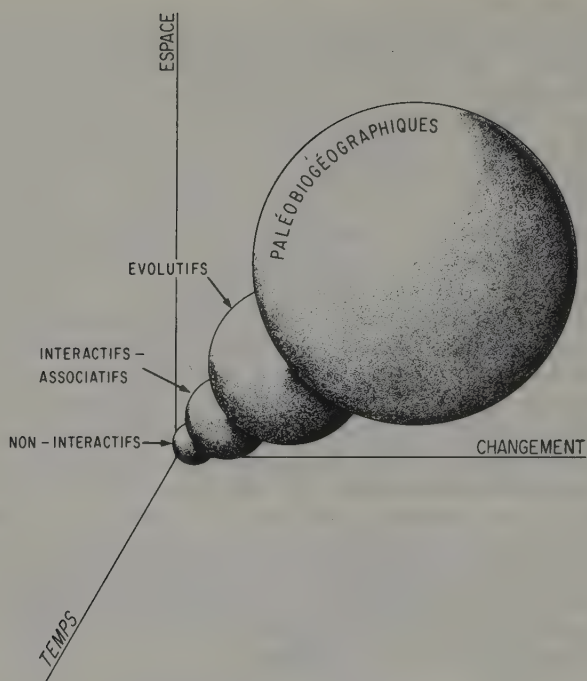


FIG. I-1. — *Les processus biogéographiques opèrent le long de trois échelles : espace, temps, changement. Ils ne sont distingués et « baptisés » sur chaque sphère que pour la commodité de la représentation. Cf. texte.*

**2. Processus macro-évolutifs.** Ils ne sont distingués des précédents (et des suivants) que par commodité didactique car il n'y a pas lieu de les opposer, les uns et les autres procédant des mêmes mécanismes. Seules les échelles (temps, espace, degré de différenciation biologique) changent. A ce niveau qui concerne des espaces moins vastes que les précédents (par exemple un continent) et des temps moins longs (moins de deux millions d'années), il s'agit de reconstruire l'histoire de la différenciation des faunes à la lumière de l'histoire paléogéographique et paléobiologique des milieux, notamment au cours du Pléistocène et de l'Holocène, cette histoire étant directement à l'origine des diversités actuelles.

**3. Processus micro-évolutifs.** L'espace est moins vaste et le temps plus court. C'est à ce niveau qu'ont lieu les processus adaptatifs qui façonnent les stratégies réalisées par chaque population dans chaque situation particulière d'environnement. Ces échelles sont celles auxquelles s'applique l'écologie évolutive qui s'intéresse, en terme d'adaptation, aux systèmes « populations-environnements ».

**4. Processus interactifs-associatifs.** Il s'agit des distributions spatio-temporelles à beaucoup plus grande échelle. Un bon exemple est celui des successions écologiques le long desquelles les communautés se transforment graduellement par le jeu des modifications progressives des milieux. Il en résulte des associations de fait qui ne sont pas fortuites : les assortiments d'espèces qui peuplent une lande à genêt ne

sont pas les mêmes que ceux qui peuplent une vieille forêt de chênes. L'étude de l'organisation et de la structuration des communautés à cette échelle a été très à la mode dans les années 1960 dans le cadre de la théorie de la niche et au moyen des coefficients de compétition basés sur les équations de Lotka-Volterra (cf. par exemple Levins 1968, Cody 1974).

**5. Processus non interactifs.** On arrive à ces échelles presque à l'origine des axes de la figure I-1 : le temps est court, de l'ordre de quelques générations, et l'espace très restreint (quelques m<sup>2</sup> à quelques km<sup>2</sup>). Des processus de ce type se réalisent par exemple lors de la colonisation de milieux brutalement et localement bouleversés par quelque catastrophe naturelle. Un apport massif de propagules variées a lieu dans les premiers temps qui suivent la perturbation. Certaines qui sont dotées d'un fort potentiel démographique envahissent rapidement le milieu tandis que beaucoup s'éteignent tout de suite. De tels processus caractérisent la colonisation fugitive dans le temps et dans l'espace de communautés obligatoirement éphémères.

### Biogéographie évolutive : variation sur le thème du changement

Les espèces changent, elles apparaissent, elles s'éteignent, leurs aires de distribution se modifient, bref l'histoire de la vie est en perpétuel renouvellement et ajustement. A quel échelle de l'espace et du temps à laquelle on se situe, les milieux changent de façon plus ou moins aléatoire et imprévisible tout comme changent les espèces qui les habitent. Les changements géographiques (espace) et évolutifs (réponse des organismes) sont simultanés et inséparables : ils doivent toujours être considérés en même temps.

A l'échelle des *processus paléobiogéographiques*, la configuration des masses terrestres a considérablement varié au cours des âges, notamment au cours des 230 derniers millions d'années. La fragmentation de la Pangée initiale a provoqué des changements et des fragmentations dans les distributions, source de différenciation évolutive et par conséquent d'augmentation des diversités. Les distributions actuelles et passées des organismes sont largement conditionnées par ces événements majeurs. J'y reviendrai brièvement au cours de ce chapitre.

A l'échelle des continents, les derniers temps glaciaires ont été source de bouleversements qui ont provoqué extinctions et spéciations ; là encore les diversités biologiques et les canevas de distributions actuels sont un héritage direct de ces événements ; ce sera l'objet du Chapitre II.

A l'échelle de territoires plus restreints, les perturbations spontanées comme les feux ou les ouragans qui sont à l'origine de phénomènes biologiques essentiels comme les successions écologiques ont une influence majeure sur le façonnement des espèces et leur aptitude à tirer parti de cette hétérogénéité qui est une constante naturelle de tous les milieux. Les diversités biologiques à l'échelle régionale sont fonction d'un régime précis de perturbations naturelles à tel point qu'une modification de ce régime entraîne des modifications dans la composition des faunes (Chap. IV).

Enfin, à l'échelle locale de populations conspécifiques soumises à des contraintes différentes d'environnement, l'étude des diversités à ces échelles concerne les méca-



nismes d'adaptation à l'environnement. C'est ce qu'on appelle les stratégies adaptatives qui, là encore, sont une réponse directe à l'hétérogénéité des milieux (Chap. VI).

### Changements graduels ou révolutions soudaines ?

La biogéographie évolutive ou écologie évolutive, peu importe l'étiquette pourvu qu'on soit d'accord sur le contenu, s'applique donc à trois principales échelles, celle du temps, celle de l'espace, nous venons de le voir, mais aussi celle des perturbations, ce mot étant pris dans son sens le plus général (de la fragmentation d'un super-continent au chablis dans une forêt). Ces trois échelles ne sont pas dissociables et il y a correspondance entre elles (fig. I-1). Ce qui se passe en un point de l'une est causé ou a des répercussions en un point homologue des autres. Ces échelles sont externes au vivant mais elles en conditionnent l'évolution et fixent les limites du système biogéographique. Les changements évolutifs présentent tous les intermédiaires entre variation-adaptation de populations locales et diversification de rang supra-spécifique. On distingue parfois les processus de type infra-spécifique appelés micro-évolutifs, des processus de spéciation proprement dits qu'on appelle macro-évolutifs (Stebbins 1974, Stanley 1975). Mais la sélection naturelle opère de façon permanente et la distinction est probablement davantage affaire de modalités et de vitesse des changements le long des échelles du temps et de l'espace que de modes évolutifs radicalement différents. Il y a déjà longtemps, Simpson (1944) soulignait les modifications des vitesses d'évolution en fonction des changements de l'environnement : l'évolution s'« arrête » quand le milieu est stable (ce qui donne les « fossiles vivants »), elle est progressive quand il se modifie, rapide et entraînant des modifications brutales en cas de grandes perturbations ou lorsqu'il y a glissement d'une zone adaptative à une autre (évolution quantique, cette expression ayant aujourd'hui un sens différent). Simpson soulignait que ces rythmes différents ne sont que « les différentes parties d'une échelle continue ». Là encore, au moins au niveau macro-évolutif, un débat souvent très polémique oppose les tenants du gradualisme phylétique qui correspondrait à une variation plus ou moins progressive le long des trois axes de la figure I-1, à ceux qui défendent l'idée d'une évolution procédant par sauts évolutifs rapides entre lesquels ont lieu de longues périodes de stabilité (= « stases »). C'est la théorie des équilibres ponctués (Eldredge & Gould 1972, Gould & Eldredge 1977). Il ne saurait malheureusement être question ici de développer ce point qui dépasse le cadre de ce livre et qui fut l'objet d'un récent Colloque International du CNRS (Chaline 1983). Remarquons simplement que la première théorie admet que le changement, moteur de l'évolution organique, est quelque chose de permanent bien que pouvant se manifester selon des intensités et des modes variables le long des échelles de temps et d'espace, tandis que la seconde voudrait que les changements se fassent de façon soudaine sous forme de révolutions biologiques brutales entrecoupées de longues périodes de calme (« stases »). Dans le premier cas l'évolution organique est directement associée au changement ; dans le second, elle en est plus ou moins indépendante. Mais si l'opposition entre « gradualistes » et « ponctualistes » a le mérite de soulever d'intéressants problèmes permettant aux uns et aux autres d'affûter leurs arguments, d'en trouver de nouveaux et d'affiner leur recherche, faisant ainsi progresser la connaissance, n'est-elle pas en fin de compte qu'une querelle d'écoles plus ou moins fabriquée, une fausse querelle ? Tintant (1983) ne nous rappelle-t-il pas que l'histoire des théories évolutives montre qu'il y a toujours eu une alternance de conceptions basées sur la conti-

nuité et d'autres basées sur la discontinuité du phénomène évolutif ? L'existence de stases n'est pas une preuve du modèle ponctualiste puisque ce phénomène est parfaitement compatible avec le modèle gradualiste : lorsque le milieu reste stable pendant longtemps, une sélection normalisante maintient les organismes tels quels tant que dure cette stabilité. Comme l'écrivait Vrba (1983) le modèle ponctuel n'est-il pas « un aspect résultant de la distribution différentielle des taux d'évolution dans les lignées, avec des taux relativement plus rapides ordinairement associés à l'établissement de nouvelles espèces, et des taux moyens plus lents à l'intérieur des espèces installées ? » Dans ce cas il n'y a pas de différence avec le modèle gradualiste. Le changement peut être considéré comme graduel à l'échelle génétique et écologique et instantané à l'échelle géologique. Après tout, c'est l'échelle qui crée le phénomène.

## **PROCESSUS BIOGÉOGRAPHIQUES A PETITE ÉCHELLE**

Je ne ferai qu'évoquer brièvement quelques aspects de la biogéographie à l'échelle des « processus paléontologiques » qui concerne les distributions à l'échelle de continents entiers, voire la planète dans sa totalité. Les quatre paragraphes suivants seront un résumé de quelques idées et pistes de réflexion mais chacun pourrait être l'objet d'un long chapitre. J'ai préféré privilégier dans ce livre d'autres aspects de la biogéographie parce qu'ils se rapprochent davantage de l'écologie mais on aurait aussi bien pu choisir le parti inverse.

### **Grandes subdivisions biogéographiques du globe**

Dès le siècle dernier, des subdivisions de la planète en régions biogéographiques furent proposées par ces pionniers que furent de Candolle (1855), Sclater (1858), Huxley (1868), Wallace (1976) et leurs disciples. Les six grandes régions de Sclater (fig. I-2) furent définies par les espèces et groupes d'espèces dont les canevas de distribution coïncident sur de vastes surfaces, lesquelles correspondent schématiquement aux principales plaques continentales. Ces régions furent ensuite divisées en sous-régions, provinces et autres entités biogéographiques. C'est ainsi par exemple que la région Paléarctique a été subdivisée en 7 provinces : Arctique, Sibérienne, Européenne, Méditerranéenne, Mongolienne, Tibétaine et Chinoise (Stegman 1938). La caractérisation de ces régions se fait à partir de leurs différences et on insiste surtout sur les taxons (Ordres ou Familles) qui sont endémiques dans chacune et qui correspondent à des « centres d'origine ». Cette typologie biogéographique à petite échelle correspond à la phase descriptive de Ball (1975). Une excellente synthèse analysant la nature de l'information géographique fournie par cette approche a été donnée par Udvardy (1969). En réalité, comme le souligna Mayr (1946), une pulvérisation excessive et essentiellement typologique des entités biogéographiques suscita de vives réactions parce que cette approche ne pouvait déboucher sur aucune généralisation intéressante concernant les processus de différenciation et de mise en place des faunes. D'où l'émergence d'une problématique qui consistait à discerner des « faunes » (Mayr 1972) plutôt que des régions, ce qui conduisit à mettre en avant l'histoire des faunes, une faune étant l'ensemble des espèces liées par une origine spatiale et une histoire communes et vivant dans un environnement éco-géographique défini. Une faune homogène ne peut évoluer que lorsqu'une masse continen-

tale demeure plus ou moins isolée pendant suffisamment de temps pour qu'une diversification des espèces se fasse à partir des mêmes stocks d'origine. L'approche faunique prend donc obligatoirement en considération les événements géologiques qui créent ou suppriment les barrières géographiques à l'échelle des plaques continentales. Très tôt s'est manifesté le souci de rechercher les relations entre faunes des différentes régions, leur histoire, leur âge et les échanges qui ont eu lieu entre elles. Certaines zones de transition, par exemple celle qui sépare la région Indo-malaise de la région Australienne, sont particulièrement intéressantes (cf. par ex. Darlington 1957). De même, l'histoire passionnante et très compliquée des événements biologiques liés à l'établissement de l'isthme de Panama, qui eut lieu au cours du Pliocène (6 MA<sup>1</sup>), entraîna des bouleversements bien connus dans la composition des faunes mammaliennes des deux Amériques qui n'avaient jusqu'alors aucune famille en commun. Après la réunion des deux continents, 15 familles de Mammifères envahirent l'Amérique du Sud à partir du nord et 7 envahirent l'Amérique du Nord à partir du sud. Ces échanges provoquèrent de nombreuses extinctions, probablement par exclusion compétitive (Simpson 1969). La faune d'Amérique du Sud fut particulièrement altérée et appauvrie par extinction de nombreuses familles endémiques remplacées par des faunes nord-américaines d'Ongulés, Rongeurs et Carnivores. La liaison entre les deux continents a considérablement diminué la diversité globale des faunes du Nouveau continent, ce qui est une preuve *a contrario* du rôle qu'a joué la fragmentation des continents dans la différenciation des faunes. Parce que la liaison entre les deux Amériques est récente et que la paléontologie nous renseigne sur la composition des faunes qui la précédèrent, nous avons là un bon exemple des changements considérables que provoque la modification des grandes barrières géographiques intercontinentales.

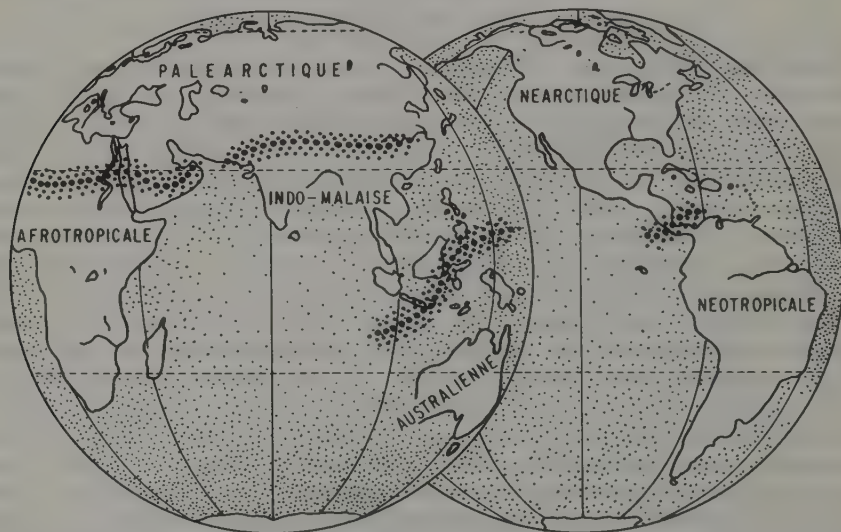


FIG. I-2. — Les grandes régions biogéographiques du globe telles qu'elles furent définies par SCLATER. Les aires en pointillé figurent les zones de transition faunique (d'après DARLINGTON 1957).

1. MA = million d'années.



### Différenciation des faunes et tectonique des plaques

Tant que la théorie de l'immobilisme des continents prévalut jusqu'à la fin des années 1950, les grands canevas de distribution des faunes et des flores à l'échelle de la planète, et surtout les ressemblances qui témoignent de relations phylétiques passées étaient expliqués en invoquant des phénomènes de dispersion parfois très complexes et souvent bien improbables : ponts intercontinentaux, dispersion active ou passive à travers les océans, etc. C'est ainsi que pour Darlington, le principal centre de diversification des faunes se trouve dans les tropiques de l'Ancien Monde à partir desquels les espèces se sont dispersées dans un monde dont les continents n'ont pas bougé depuis au moins le Crétacé : « evolution has tended to produce the most dominant animals in the largest and most favorable areas, which for most vertebrates are in the main regions of the Old World tropics » (Darlington 1957, p. 618 et ses figs. 18 à propos des poissons d'eau douce et 40 à propos des Proboscidiens). Darlington poursuit p. 619 : « as far back as can be seen clearly, the main pattern of continents and climates seems to have been the same as now. It was the same through the Tertiary ». Le pont de Berhing en particulier fut considéré comme le principal lien entre l'Ancien Monde et le Nouveau Monde, lieu de passage obligé expliquant les parentés fauniques entre continents boréaux (Darlington 1957). En fait, les parentés étroites des faunes Eocènes Néarctique et Paléarctique montrent qu'au début du Tertiaire (60 MA) les deux continents étaient largement connectés. De même, on admit pendant longtemps que les peuplements animaux d'Australie, pourtant si particuliers, se sont constitués progressivement à partir de l'Asie au moyen de séries successives de colonisation.

La biogéographie à ces échelles fut complètement bouleversée et connut un extraordinaire renouveau grâce à cette « Révolution dans les sciences de la Terre », titre d'un ouvrage de Hallam (1976), que fut l'exhumation puis la confirmation de la vieille idée de Wegener sur la dérive des continents, cette dérive étant aujourd'hui prouvée et expliquée par la théorie de la tectonique des plaques (cf. *Pour la Science* 1977-1979). Cette masse coalescente des futurs continents qu'était la Pangée commença à se disloquer il y a 230 MA en deux masses, la Laurasia au nord et le Gondwana au sud (135 MA = Crétacé inférieur) qui se fragmentèrent à leur tour au cours des 100 derniers millions d'années pour donner progressivement la configuration actuelle des terres émergées. Le Nord-Ouest africain commença à s'éloigner de l'Amérique du Nord au début du Jurassique, l'Afrique et l'Amérique du Sud au milieu du Crétacé, tout comme l'Europe et l'Amérique du Nord. A cette époque, l'Inde se déplaçait vers le nord à travers la Thetys en direction de l'Asie tandis que le bloc austral se séparait de l'Afrique.

Ces changements majeurs déterminèrent la physionomie faunistique et floristique des grandes régions biogéographiques. A ces échelles, les taxons considérés ne sont pas les espèces mais les Ordres et les Familles car la dislocation des continents eut lieu avant que les faunes actuelles s'établissent au niveau spécifique (Cracraft 1974). Tous ces événements furent extraordinairement complexes et leurs répercussions sur la diversité des organismes sont encore très incomplètement connues. Valentine & Moores (1970) en ont suggéré un des effets sur les diversités d'invertébrés marins liés aux plateaux continentaux (fig. I-3) : la fragmentation des continents provoqua des isolements géographiques propices à la spéciation, d'où un accroissement considérable du nombre d'espèces. D'excellentes synthèses sur les conséquences de la

dérive des continents sur l'évolution des organismes sont par exemple celles de Keast (1968a, 1972, 1973), Cracraft (1973, 1974) et Raven & Axelrod (1974).

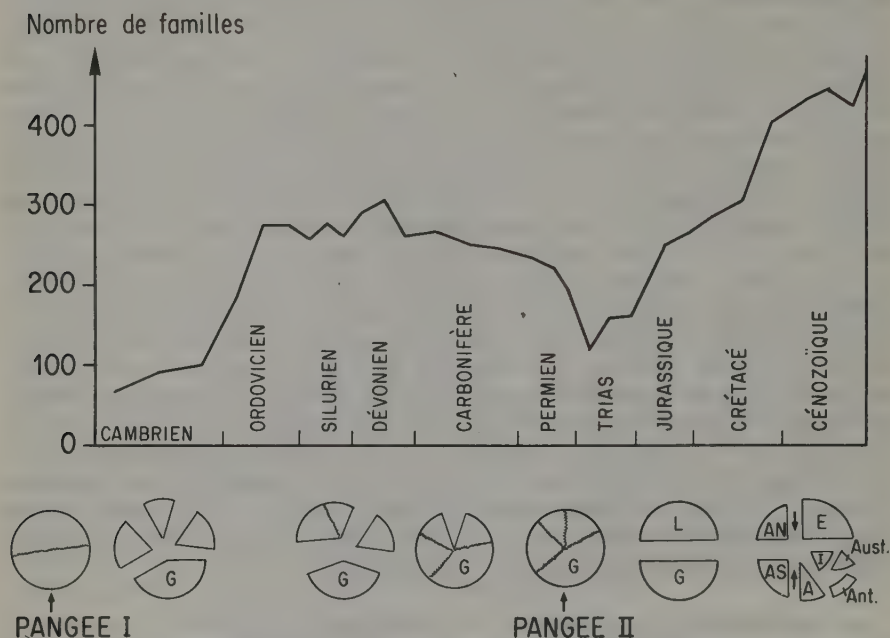


FIG. 1-3. — Relations entre les nombres de familles d'invertébrés marins liés aux plateaux continentaux et les mouvements des plaques continentales. L'endémisme est directement fonction de l'isolement des continents : les diversités organiques sont d'autant plus élevées que les continents sont davantage fragmentés. L = Laurasie, G = Gondwana, AN = Amérique du Nord, AS = Amérique du Sud, E = Eurasie, I = Inde, Aust. = Australie, A = Afrique, Ant. = Antarctique (d'après VALENTINE & MOORES 1970).

Bien que la dérive des continents fut établie de façon formelle à partir d'arguments géophysiques, géologiques et paléomagnétiques, la biologie lui apporte elle aussi des preuves irréfutables (Pielou 1979). Des canevas de distribution qui seraient inexplicables dans une perspective d'immobilisme des continents deviennent aujourd'hui parfaitement clairs. C'est par exemple le cas de l'Ordre des Dipneustes, poissons primitifs connus depuis le Dévonien dont on connaît trois genres : un en Australie (une espèce), un en Afrique (trois espèces) et un en Amérique du Sud (une espèce). L'explication la plus simple de ces distributions, qui a le mérite de respecter le principe de parcimonie d'hypothèse, est que toutes ces espèces dérivent d'un même ancêtre qui peuplait le Gondwana avant sa dislocation. Un autre exemple célèbre est celui des Ratites dont les distributions actuelles seraient incompréhensibles si les continents n'avaient pas bougé. Les Ratites sont de grands oiseaux terrestres qui ne volent pas et qui peuplent les continents de l'hémisphère sud : Autruche (Afrique), Emeu (Australie), Casoars (trois espèces en Australie et Nouvelle-Guinée), Kiwis (trois espèces en Nouvelle-Zélande), Nandous (deux espèces en Amérique du Sud). D'autres espèces récemment éteintes sont les Moas de Nouvelle-Zélande, les Oiseaux-Éléphants d'Afrique et de Madagascar, et un Emeu

récemment identifié dans l'île du Kangourou (Parker 1984). Deux théories peuvent expliquer les ressemblances entre ces espèces : ou bien il s'agit de groupes non apparentés qui se ressemblent par évolution convergente, ce que pensaient Mayr (1951) et Darlington (1957) à l'époque où la théorie de l'immobilisme des continents était encore de règle, ou bien il s'agit d'un groupe monophylétique qui dérive d'un même ancêtre commun dont l'aire de distribution s'est trouvée fragmentée lors de la dislocation puis la dérive des continents de l'hémisphère sud. On a les preuves aujourd'hui que cette dernière explication doit être retenue. Bock (1963) et Cracraft (1973, 1974) en ont démontré le bien-fondé au moyen de critères anatomiques. Plus récemment, Sibley & Ahlquist (1981) ont réalisé une analyse cladistique basée sur la mesure des distances génétiques par hybridation d'ADN. Ils ont vérifié que l'ensemble du groupe ainsi que leurs plus proches parents, les Tinamous d'Amérique du Sud et centrale (46 espèces), constituent un groupe monophylétique (fig. I-4). L'analyse des distances génétiques montre que les Tinamous, seules espèces du groupe qui volent, se sont détachés du tronc d'origine au Crétacé moyen ou inférieur. A la fin du Crétacé (80 MA), quand les continents se sont séparés, deux rameaux ont donné naissance à trois lignées, l'une conduisant aux Autruches, l'autre aux Nandous et la troisième aux Ratites d'Australie. La dernière subdivision date de l'Eocène quand les formes néo-zélandaises et australo-papoues se trouvèrent isolées.

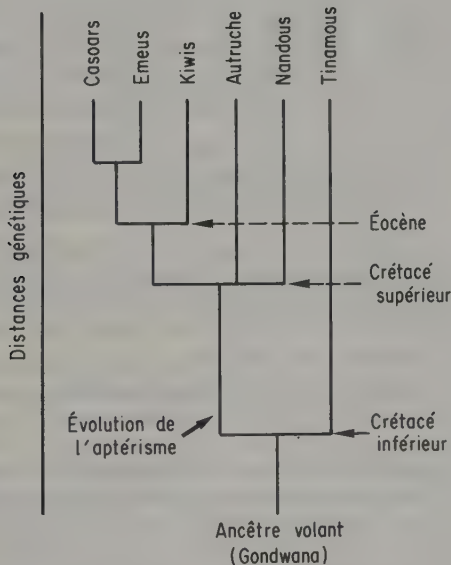


FIG. I-4. — *Phylogénie des Ratites actuels établie par hybridation d'ADN*, cf. texte (d'après SIBLEY & AHLQUIST 1981).

Bref, les exemples ne manqueraient pas qui prouvent que les grands changements tectoniques qui ont affecté la planète jouèrent un rôle décisif dans l'individualisation des grandes régions biogéographiques du globe ainsi que dans la diversification actuelle des espèces qui serait bien moindre si la Pangée initiale ne s'était pas frag-



mentée en de multiples plaques. Il est possible en effet que les faunes terrestres du Mésozoïque aient été plus ou moins cosmopolites sur la Pangée (Pielou 1979).

### Phylogénies et différenciation géographique

#### L'établissement des phylogénies

La caractérisation des faunes d'une entité biogéographique donnée nécessite la reconstitution des séquences spatio-temporelles de spéciation, c'est-à-dire l'établissement de phylogénies. La reconstitution d'une phylogénie consiste à définir des ensembles monophylétiques de taxons et à les assembler au moyen de branches dont la longueur est proportionnelle au degré de divergence entre taxons, ce degré de divergence étant lui-même fonction des durées impliquées dans les processus de spéciation (cf. fig. I-4). Si la définition d'une phylogénie est simple dans son principe, sa reconstitution pratique est bien plus difficile et les méthodes pour y parvenir sont l'objet d'un débat très vif qui oppose de façon parfois irréductible deux écoles concurrentes : la *systématique évolutive* et la *systématique phylogénétique* ou *cladistique* (cf. par exemple Bock 1973, Cracraft 1974, 1980, 1981, Vuilleumier 1977c, 1980, Simberloff 1983). L'exposé détaillé de ces méthodes dépasserait le cadre de ce livre mais les implications d'ordre biogéographique sont assez importantes pour qu'on les évoque brièvement. Ces deux écoles s'appuient sur la théorie de la spéciation allopatrique mais elles diffèrent sur les procédures de reconstitution des phylogénies. De façon plus radicale, le conflit a un fondement philosophique et épistémologique sur lequel je me suis expliqué dans le paragraphe précédent.

La *systématique évolutive* appelée aussi systématique morphologique ou « phénétique » dont les principaux adeptes fondateurs sont Mayr, Simpson, Darlington, Carlquist, Bock, Udvardy se fonde sur les principes suivants :

- les organismes doivent être classés en fonction de leurs ressemblances d'ensemble à partir du plus grand nombre possible de caractères dont chacun a une valeur informative égale à celle des autres.

- les fossiles sont utilisables pour reconstituer les phylogénies et la connaissance empirique des ancêtres des formes actuelles peut être mise à profit pour établir leur systématique.

- un arbre phylogénétique doit se construire en reliant les espèces ou groupes d'espèces dont les parentés sont inférées à partir d'une ressemblance d'ensemble pouvant porter sur toutes sortes de caractères, qu'ils soient d'ordre morphologique, anatomique, écologique, etc. Un tel arbre n'est pas forcément dichotomique ; il peut être polytomique.

- en plus du mode de spéciation par cladogénèse (= radiation adaptative) par lequel une espèce se différencie en deux espèces-filles à la suite d'une rupture du flux génique par isolement géographique, il peut y avoir des processus progressifs de variation (= gradualisme phylétique) conduisant à l'émergence de nouvelles espèces (= anagénèse). La différenciation évolutive ne se fait pas seulement sur les branches horizontales des arbres phylogénétiques mais aussi sur les branches verticales.

De leur côté, les partisans de la *systématique phylogénétique* ou *cladistique* (Hennig 1966, Cracraft 1974, 1980, 1981) s'appuient sur les postulats suivants :

— les fossiles ne sont d'aucune utilité dans l'établissement des phylogénies et ne sauraient constituer les maillons d'une chaîne remontant à l'ancêtre commun d'une lignée car aucun critère objectif ne permet de démontrer des filiations ;

— la seule méthode scientifique pour construire une phylogénie est d'identifier les paires de taxons qui se ressemblent le plus au moyen de critères objectifs, généralement un seul, puis de rechercher pour chaque groupe d'espèces-sœurs l'ancêtre immédiat dont il est l'unique descendant. On procède ensuite de proche en proche jusqu'à ce qu'ait été identifié le taxon dont tous les autres dérivent par cladogénèse. De ce fait, un arbre phylogénétique ne peut être que dichotomique ; c'est un cladogramme ;

— le seul mode de spéciation est la scission de l'aire d'une espèce en deux sous-aires dont les populations ainsi isolées pourront se différencier. Cette scission crée donc une situation de vicariance pouvant conduire à une spéciation par cladogénèse ; l'anagénèse ne conduit pas à la spéciation. La différenciation évolutive ne se fait donc que sur les branches horizontales des cladogrammes mais jamais sur les branches verticales, d'où l'inutilité des fossiles.

La systématique phylogénétique affirme que seule sa démarche est scientifique car elle s'appuie sur le dogme poppérien de la mise à l'épreuve d'hypothèses. De ce fait, elle est simple, logique, elle a ses règles et n'est ni subjective ni imprécise. Elle reproche à la systématique évolutive d'être un « art » plutôt qu'une science, procédant par narration à partir d'intuitions puisque l'expérience et le jugement du praticien jouent un rôle déterminant. Sa méthode est donc floue, imprécise et subjective. Comme pour la querelle entre gradualistes et ponctualistes, il serait temps que les passions s'apaisent et qu'un consensus apparaisse pour réconcilier des méthodologies qui sont davantage complémentaires qu'antagonistes.

Si l'école cladistique peut théoriquement se prévaloir d'un principe d'objectivité supérieure à celui de l'école phénétique, il n'est pas toujours évident par contre que les critères qu'elle utilise satisfassent à ce principe dès lors que ces critères ne sont pas différents de ceux qu'utilisent les systématiciens évolutionnistes. Olson (1982) a montré comment et pourquoi les arguments des « cladistes », en particulier ceux que Cracraft (1981) a utilisés pour établir une classification phylogénétique des oiseaux, ne sont pas meilleurs que ceux utilisés traditionnellement en systématique évolutive et risquent de conduire à des conclusions contraires au bon sens et à l'expérience. L'application radicale de la méthode peut conduire à des non-sens systématiques si les critères de différenciation retenus ne rendent pas bien compte des divergences génétiques, ce qui est le cas de la plupart des caractères phénotypiques.

C'est pourquoi, les applications les plus intéressantes et les plus novatrices de la méthode cladistique sont certainement celles qui s'appuient sur la biologie moléculaire, parce qu'en travaillant à ce niveau, on élimine le présupposé fort gênant selon lequel « greater phenotypical similarity implies greater genetical similarity and hence closer relationship » (Bock 1973, p. 377). Les travaux que Charles Sibley et Jon Ahlquist poursuivent inlassablement en sont un bon exemple. Ces auteurs utilisent pour établir les phylogénies d'oiseaux la technique d'hybridation d'ADN qui est une bonne mesure de la différenciation évolutive. La méthode évite donc l'inférence

d'une information génétique à partir de la morphologie. La méthode décrite par Sibley & Ahlquist (1983) s'appuie sur la structure en deux brins de la molécule d'ADN. En voici le principe très schématiquement résumé : les deux éléments de la molécule sont composés de séquences linéaires de quatre nucléotides qui diffèrent par la structure de leurs bases (Adénine, Thymine, Guanine, Cytosine). Les bases sont fixées de manière complémentaire : l'Adénine sur un brin est couplée avec la Thymine sur l'autre et la Guanine est couplée avec la Cytosine. A 100°C les brins se dissocient mais ils se réassocient à nouveau quand on les refroidit. Si la température est maintenue à environ 60°C, le couplage des bases n'a lieu qu'à la condition qu'il y ait de longues séquences homologues de bases car seules les longues séquences de bases complémentaires ont une force d'association suffisante pour maintenir des duplex stables à cette température. Ainsi chacun des brins conspécifiques d'une molécule d'ADN se réassocie parfaitement avec son partenaire homologue. Si les brins individuels de deux espèces différentes sont combinés, de nouvelles molécules à deux brins se formeront entre séquences homologues de bases. Cependant, ces duplex hybrides contiendront des paires de bases qui ne correspondent pas en raison des différences dans le séquençage des bases qui se sont établies depuis que les deux espèces ont divergé de leur ancêtre commun. De ce fait, la force d'association des deux brins de la molécule hybride est moindre que celle de deux brins conspécifiques et leur dissociation se fait à des températures moins élevées. Ces températures de fusion sont le fondement de la technique. On marque à l'aide d'un isotope radioactif l'ADN d'une espèce témoin, on dédouble ses deux brins puis on combine l'un d'eux avec l'ADN d'une autre espèce pour obtenir un ADN hybride entre les deux. Le taux d'hybridation qui mesure la distance génétique entre les deux molécules est donné par la température de fusion de la molécule hybride. On suppose que toutes les séquences des deux génomes à comparer ont des homologues dans l'autre espèce et que ces séquences homologues peuvent former des molécules hybrides. Par convention, la distance génétique moyenne entre deux espèces est exprimée par la température à laquelle 50 % des molécules hybrides se dissocient ( $T_{50H}$ ).

Une grande série d'études phylogénétiques basées sur cette technique a été réalisée sur les groupes les plus divers (cf. réf. in Sibley & Ahlquist 1983). Elles visent à établir les parentés entre paires d'espèces que l'on représente sur des cladogrammes dont la longueur des branches exprime des durées relatives d'évolution. La conversion de ces durées relatives en temps absolu peut se faire par calibration des mesures d'hybridation à partir de fossiles ou d'événements géologiques d'âge connu qui ont été à l'origine des dichotomies phylétiques. Dans le cas des Ratites par exemple, Sibley & Ahlquist (1981) ont établi que la séparation entre les ancêtres des Atruches et des Nandous a eu lieu il y a 80 MA quand l'ouverture de l'Atlantique devint trop large pour que ces oiseaux puissent la franchir (fig. I-4). Il y a donc là un moyen de calibrer les distances observées par hybridation d'ADN avec des durées réelles connues par ailleurs, bien que ces auteurs reconnaissent que ce problème de calibration soit loin d'être résolu dans le détail, notamment pour des périodes plus brèves et/ou plus récentes.

### Dispersion ou vicariance ?

Les conséquences du clivage méthodologique sur la reconstitution des phylogénies ont d'importantes implications en biogéographie. Là encore les processus de spécia-



tion sont expliqués par deux théories plus ou moins conflictuelles (cf. Simberloff 1983).

La première école se réfère à la systématique évolutive et pense que les groupes tendent à se différencier dans des zones limitées qui constituent des centres d'origine à partir desquels les espèces se dispersent. La spéciation qui se traduit par l'émergence de deux ou plusieurs espèces-filles est consécutive à la dispersion lorsqu'une barrière géographique ou climatique fragmente l'aire de distribution d'origine. C'est le « paradigme de dispersion » dont plusieurs exemples seront donnés dans le chapitre suivant. C'est cette théorie qui explique le mieux les concentrations d'espèces affines sympatriques en certaines régions qui correspondent précisément à des centres d'origine, lesquels sont des réalités indiscutables (cf. par ex. fig. II-9).

La seconde école, connue sous le nom de « paradigme de vicariance », est soutenue par Croizat (1964, 1981), Nelson (1974), Rosen (1975, 1978), Croizat *et al.* (1974), Cracraft (1974, 1980, 1981). Elle affirme que le concept post-wallacéen de centre d'origine est incompatible avec la théorie de spéciation allopatrique et ne peut expliquer les canevas de distributions actuels. Elle leur oppose la théorie de spéciation par vicariance et associe logiquement à sa démarche la phylogénétique cladistique. La théorie de spéciation par vicariance affirme que les caractères généraux des distributions modernes ont été déterminés par la fragmentation des biotas ancestraux sous l'effet de changements géographiques et climatiques tels que les mouvements des plaques continentales, la surrection des chaînes de montagne, etc. Elle raisonne en termes de faunes entières plutôt qu'en termes d'espèces considérées indépendamment les unes des autres, point de vue opposé de celui de l'école dispersaliste. Les partisans de cette théorie pensent qu'il n'est pas nécessaire d'invoquer la dispersion pour expliquer l'allopatrie d'espèces étroitement apparentées. Par contre la dispersion provoque la sympatrie. C'est la vicariance qui produit la différenciation géographique et la multiplication des espèces et c'est la dispersion qui produit la sympatrie. Pour eux, la dispersion n'est pas un préalable à la spéciation alors que pour les dispersalistes, la spéciation opère sur des taxons qui se trouvent isolés *après* s'être dispersés.

Les deux écoles ne manquent pas d'arguments pour soutenir leurs points de vue : c'est évidemment par vicariance après fragmentation des continents de l'hémisphère austral que se sont différenciés les Dipneustes et les Ratites, ce qui donne raison aux tenants de la spéciation par vicariance. D'un autre côté, les processus de radiation adaptative d'espèces voisines à partir d'un même centre d'origine donnent du crédit à la thèse dispersaliste qui explique mieux que toute autre la réalité des centres d'origine : c'est *après* s'être dispersée sur des surfaces plus ou moins vastes qu'une espèce aura le plus de chances de se trouver scindée en deux ou plusieurs populations isolées sous l'effet de barrières géographiques ou éco-climatiques. Enfin, les thèses dispersalistes expliquent mieux que le paradigme de vicariance les différences de distribution des groupes en fonction de leurs différences d'aptitude à la dispersion à grande distance. Certaines communautés insulaires dominées par des endémiques issus de formes qui se dispersent loin et facilement en est la preuve, comme l'ont montré Darlington (1957) pour les oiseaux et Carlquist (1966, 1974) pour les insectes et les plantes.

McDowell (1978), Pielou (1979), Simberloff *et al.* (1981) et Simberloff (1983) ont discuté les arguments des uns et des autres. En fait, comme pour la querelle entre

gradualisme phylétique et équilibres ponctuels, les deux hypothèses ne sont pas vraiment contradictoires et dépendent en grande partie des *échelles* de temps et d'espace considérés : c'est la spéciation par vicariance qui explique le mieux la différenciation de faunes entières à l'échelle des plaques continentales. Par contre, à l'échelle continentale de la radiation adaptative de faunes régionales, la théorie dispersaliste explique mieux les processus de spéciation comme on le verra dans le chapitre suivant. Nous retombons toujours sur ce problème d'échelles.

### Gradients de diversité

Un trait biogéographique majeur est l'existence de gradients de diversité latitudinaux tels que les richesses spécifiques ont tendance à augmenter des latitudes élevées en direction de l'équateur comme le montre l'exemple des mammifères en Amérique du Nord (fig. I-5). Ce phénomène a souvent été relié au fait que beaucoup de centres d'origine, caractérisés par l'existence de nombreuses espèces affines endémiques et sympatriques, se situent dans les régions tropicales. L'interprétation donnée par beaucoup de biogéographes est que les principaux foyers de spéciation se situent sous les tropiques, et que les faunes des latitudes plus élevées en dérivent par dispersion. Mais l'explication est loin d'être satisfaisante car des foyers actifs de spéciation existent aussi sous d'autres latitudes. Quelles sont les causes écologiques et/ou historiques qui favorisent une spéciation plus active et la coexistence d'un nombre supérieur d'espèces dans les régions tropicales que sous les latitudes plus élevées ? De nombreuses spéculations, dont beaucoup sont associées à la théorie de la niche, ont été avancées (Dobzhansky 1950, Darlington 1957, 1959, Hutchinson 1959, Klopfer 1961, Connel & Orias 1964, Fisher 1960, MacArthur 1964, 1972a, b, Bourlière 1983, etc.). Elles furent résumées par Pianka (1966), Blondel (1979) et Brown & Gibson (1983) entre autres.

1) Les communautés seraient plus riches sous les tropiques que sous les latitudes plus élevées parce que les vicissitudes climatiques des temps glaciaires n'ont pas affecté les processus de spéciation dans des milieux inchangés depuis des millions d'années. Les faunes tropicales seraient plus riches que les faunes tempérées et nordiques parce que ces dernières auraient subi des extinctions massives au cours du Pléistocène. Mais cette hypothèse ne résiste pas aux analyses paléobiologiques récentes comme il sera montré dans le chapitre suivant.

2) L'hétérogénéité spatiale des écosystèmes est plus élevée sous les tropiques, ce qui signifie que dans un même biotope un grand nombre d'habitats distincts autorise la coexistence de nombreuses espèces. Il est vrai que l'architecture complexe des forêts tropicales multistrates crée dans l'espace écologique de nombreuses conditions d'habitat que peuvent exploiter davantage d'espèces que dans les forêts européennes moins complexes. Mais l'explication n'est au mieux que partielle car elle ne dit pas comment les mêmes tendances se manifestent dans des écosystèmes de même structure comme les prairies. De plus, elle ne fait que déplacer la question : pourquoi l'hétérogénéité spatiale et floristique est-elle plus élevée sous les tropiques ?

3) Dobzhansky (1950) et Williams (1964) entre autres ont proposé que la compétition entre espèces est une composante plus active de l'évolution en milieu tropical qu'en milieu tempéré. Il en résulterait un partage plus fin de l'espace écologique le

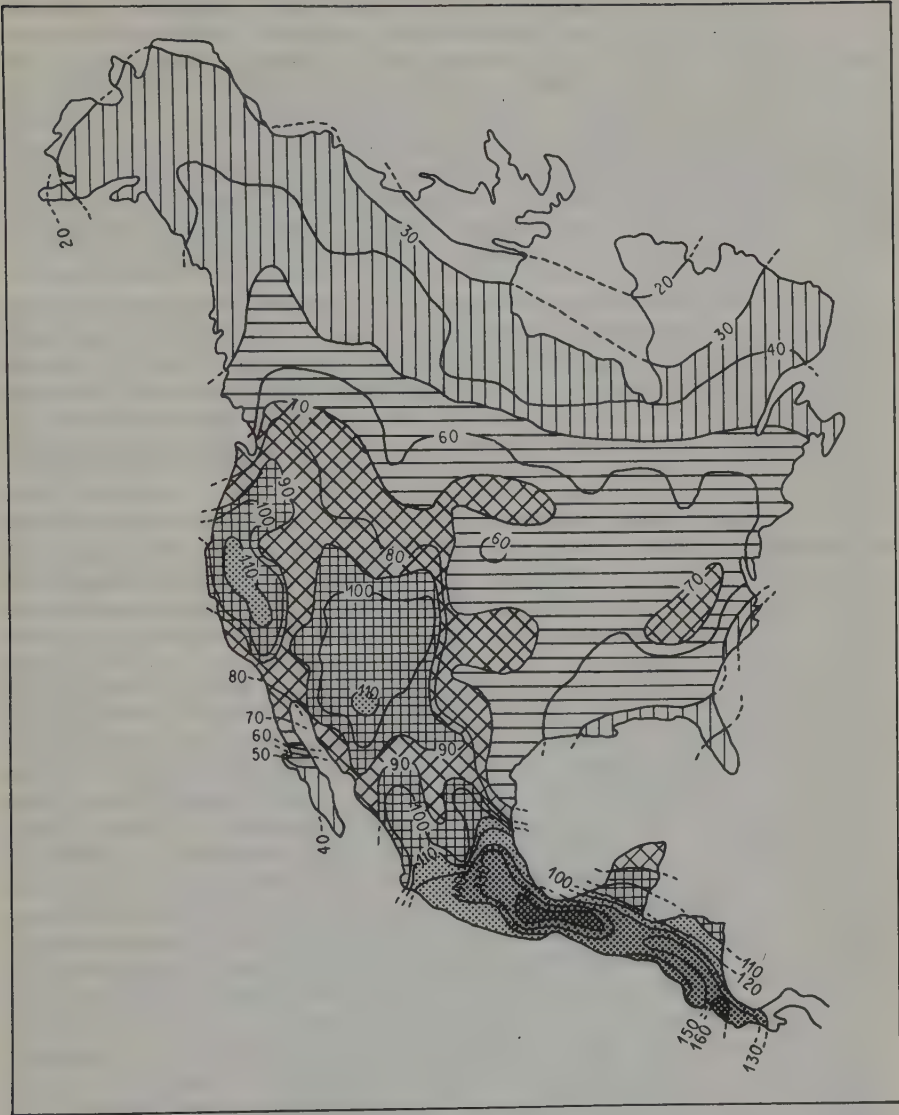


FIG. 1-5. — Gradient de richesse spécifique des Mammifères en Amérique du Nord et en Amérique centrale. Les traits pleins figurent les lignes d'iso-richesses et les chiffres les nombres d'espèces (d'après SIMPSON 1964).

long des gradients de ressources et une juxtaposition plus grande de « niches étroites » le long de ces gradients.

4) Comme de plus, les milieux tropicaux sont plus prévisibles que les milieux tempérés, la constance et la permanence des ressources permet l'évolution de spécialisations étroites, ce qui multiplie le nombre d'espèces pouvant coexister. En outre,



la prévisibilité de l'environnement rend moins vulnérables à l'extinction les populations à faibles effectifs, ce qui comporte deux avantages : acquisition d'une stratégie de type *K* et diminution des pressions de compétition intraspécifique, ce qui favorise le resserrement des niches et multiplie les possibilités de coexistence. Tous les observateurs sont unanimes pour dire que les peuplements des forêts tropicales comptent beaucoup d'espèces, chacune représentée par peu d'individus. Enfin, la constance de l'environnement autorise la disponibilité sur le cycle annuel de catégories alimentaires qui sont cycliques en région tempérée, notamment les fruits. Il existe sous les tropiques des frugivores stricts, couche trophique virtuellement inconnue en milieu tempéré du fait de la saisonnalité de l'environnement.

5) Un plus grand nombre de prédateurs sous les tropiques maintiendrait le niveau d'abondance des populations suffisamment bas pour favoriser la coexistence d'espèces très voisines (Paine 1966). Déjà discuté par Blondel (1979), ce problème sera repris dans le Chapitre III. Si cette hypothèse est valide, il devrait y avoir une proportion croissante de prédateurs le long des gradients de diversité à mesure que les communautés deviennent plus diversifiées, ce que tend effectivement à confirmer l'observation.

6) Enfin, les conditions climatiques chaudes et humides des régions équatoriales sont proches des zones de thermoneutralité des organismes homéothermes, ce qui exige de moindres dépenses d'énergie. Il en résulterait un relâchement des pressions de compétition surtout que la productivité instantanée est plus élevée et surtout plus régulière que sous les latitudes plus élevées (Connell & Orias 1964).

L'explication des gradients de diversité fait intervenir des causes écologiques telles que celles qui viennent d'être évoquées ; elles expliquent sans doute assez bien les mécanismes *actuels* de coexistence, notamment les cinq dernières. Mais les causes *historiques* qui sont à l'origine d'une spéciation plus active sous les basses latitudes et surtout les modalités de cette spéciation sont largement spéculatives. Pielou (1979) a montré sur des bases théoriques comment et pourquoi une espèce a davantage de chances de se fragmenter en populations isolées candidates à la spéciation dans des environnements offrant de nombreuses potentialités adaptatives distinctes que dans des environnements qui en présentent peu. Les premiers réalisent une maille plus serrée de potentialités adaptatives (*fine-grained*) que les seconds (*coarse-grained*). Par potentialité adaptative il faut entendre la réalisation évolutive de phénotypes optimaux pour une partie précise et limitée de l'espace écologique. Or le nombre de pics adaptatifs qui correspondent *grosso modo* à des niches susceptibles d'être réalisées par des espèces distinctes est plus élevé dans un environnement stable, prévisible et productif que dans un environnement saisonnier et peu productif. En fait, les causes écologiques de coexistence et les causes historiques de spéciation ne sont pas dissociées dans ce modèle qui ne dit rien sur les mécanismes géographiques d'isolement spatial nécessaires à l'acquisition de l'isolement reproductif. La causalité et le déterminisme de ces gradients sont encore loin d'être expliqués de façon satisfaisante et l'argumentation est très souvent circulaire. Dire que la vie est favorisée quand les conditions d'environnement sont favorables à la vie ne résoud pas la question de base : pourquoi au cours de l'évolution, moins d'espèces se sont adaptées aux environnements des latitudes élevées qu'à ceux des latitudes basses ?

## RELATIONS ENTRE RICHESSES SPÉCIFIQUES ET SURFACES

L'observation empirique selon laquelle le nombre d'espèces rencontrées sur un territoire augmente avec la surface de ce dernier a été formalisée depuis longtemps par Arrhenius (1921) et Gleason (1922, 1925). Darlington a calculé qu'en règle générale, un décuplement de la surface s'accompagne d'un doublement de la richesse en espèces. C'est assurément une loi biogéographique fondamentale qui se vérifie à toutes les échelles de l'espace et que Preston (1962) a exprimée mathématiquement par l'équation  $S = cA^z$  où  $S$  est la richesse en espèces,  $A$  la surface du territoire considéré,  $z$  la pente de la droite de régression et  $c$  une constante de proportionnalité liée au taxon étudié. La formule de Preston est une fonction puissance commode à utiliser parce qu'elle permet une linéarisation des données (Connor *et al.* 1983). La transformation logarithmique des variables  $S$  et  $A$  (ou des axes sur un graphique) donne une relation linéaire qui permet un calcul simple de  $c$  et de  $z$  :  $\log S = z \log A + c$ .

On peut illustrer ce phénomène par l'exemple des oiseaux qui se prêtent bien à ce genre d'exercice car leur identité taxinomique et leurs distributions spatiales sont bien connues. La figure I-6 exprime, en coordonnées logarithmiques, l'enrichissement du nombre d'espèces d'oiseaux de territoires en fonction de l'agrandissement de ces derniers (Blondel & Choisy 1983). Trois droites sont illustrées sur cette figure. La première qu'on peut appeler « *intra-continentale* » s'applique à des territoires de dimensions croissantes à l'intérieur d'un même continent. Anticipant quelque peu sur le paragraphe suivant, les points qui jalonnent la droite sont les différentes échelles de perception qui seront explicitées plus loin, à savoir la « station »  $s$ , le biotope  $B$ , le secteur  $S$ , la région  $R$  puis la France  $F$ , enfin l'Europe  $E$ . Dans la mesure où les données le permettent, rien n'empêche de poursuivre l'investigation de l'enrichissement en espèces d'oiseaux sur des territoires progressivement agrandis en adjoignant d'autres continents à l'analyse et ce, jusqu'à ce que la totalité de l'avifaune mondiale, soit 8 908 espèces selon Edwards (1974) et 9 016 selon Morony *et al.* (1975) ait été intégrée. On obtient alors une seconde droite, en trait gras sur la figure, dite régression « *inter-continentale* ». Les points qui jalonnent la droite sont la région Paléarctique  $P$ , à laquelle on cumule de proche en proche sur les deux axes la région Indo-Malaise, puis la région Afrotropicale, l'ensemble constituant l'Ancien Monde  $AM$ , puis la région Australienne, la région Néotropicale et enfin la région Néarctique. A ce point,  $M$ , la totalité des espèces du globe et la totalité des terres émergées ( $1\,485 \times 10^5 \text{ km}^2$ ) sont intégrées sur la même figuration. La troisième droite de régression, en tireté sur la figure, se rapporte aux milieux *insulaires*, en l'occurrence à un échantillon d'îles méditerranéennes de superficie croissante depuis Port-Cros ( $7 \text{ km}^2$ ) à la Sicile ( $25\,700 \text{ km}^2$ ).

A elles seules, ces droites de régression et surtout leurs différences de pente sont riches d'enseignement.

1) L'excellent alignement des points sur la droite intra-continentale, de la station à l'Europe, montre que la relation espèces/surfaces est une loi fondamentale qui suggère qu'à l'échelle d'une même entité biogéographique, la distribution des espèces et, partant, celle des biotopes qu'elles habitent, réalisent une mosaïque telle que le fait de prospecter de nouveaux biotopes entraîne nécessairement l'apparition de nouvelles espèces selon un ordre constant de progression. La régulation de

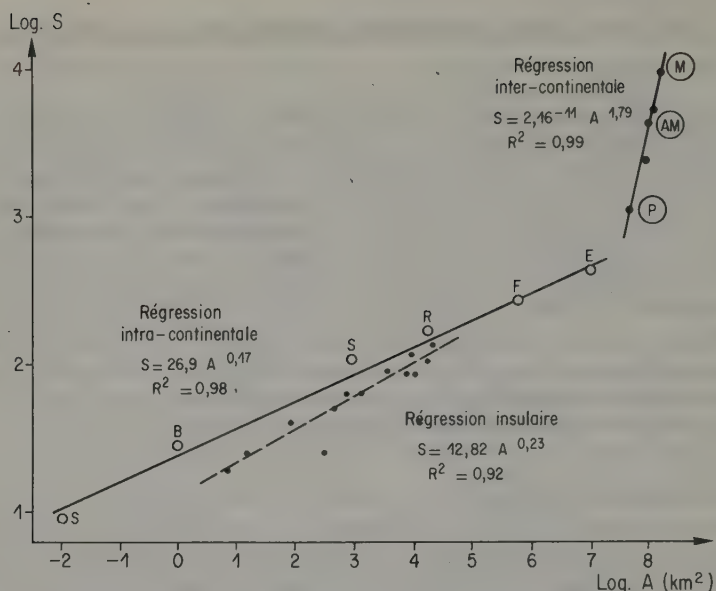


FIG. 1-6. — Relation log-log entre richesses spécifiques en oiseaux et surfaces. *s* = station, *B* = biotope, *S* = Secteur, *R* = Région, *F* = France, *E* = Europe, *P* = région paléarctique, *AM* = Ancien Monde, *M* = Monde. Noter les différences de position et de pente des droites de régression intra-continente, inter-continente et insulaire (modifié d'après BLONDEL & CHOISY 1983).

l'accroissement en espèces que sanctionne la valeur très élevée du coefficient de corrélation signifie qu'il n'y a pas de « rupture faunique » au sein du continent considéré. En d'autres termes, de la station à l'Europe, nous restons dans la même faune qui est l'héritage de l'histoire unique qu'elle a vécue au cours des temps et qui justifie du même coup les concepts de « régions biogéographiques ». Bien entendu, on aurait tout aussi bien pu choisir d'établir la régression intra-continente dans n'importe quel autre continent que l'Europe (pour autant que les données l'eussent permis) ; le résultat aurait été à peu près le même à ceci près que la droite de régression aurait été plus raide dans les continents situés sous les latitudes plus basses puisque leurs richesses spécifiques sont plus élevées comme on l'a vu dans le paragraphe précédent.

2) La brusque rupture de pente entre la régression intra-continente et la régression inter-continente témoigne d'une accélération considérable du rapport  $S/A$  quand on passe d'un continent à l'autre. En sortant d'une entité continentale pour entrer dans une autre, on passe à d'autres faunes, caractérisées par une autre histoire et par conséquent d'autres phylogénies. A cette échelle de résolution des phénomènes, les problèmes de spéciation et d'origine phylétique des faunes en relation avec leur histoire, prennent le pas sur les considérations écologiques qui primaient à l'échelle intra-continente. L'étude des faunes à cette échelle relève de l'analyse des processus paléontologiques.

3) La droite de régression insulaire est située sous la droite intra-continente, mais sa pente est plus raide. Cela signifie deux choses : a) à surface égale un milieu



isolé compte moins d'espèces qu'un milieu non isolé et b) l'enrichissement en espèces en fonction de l'agrandissement des territoires est plus rapide sur les îles que sur les continents à telle enseigne que la convergence des deux régressions peut être utilisée comme un indice d'isolement. A la limite, les parties non désertiques de l'Afrique du Nord-Ouest, le Maghreb, sont d'un point de vue biologique une grande île paléarctique entourée de mer et de déserts qui constituent autant de barrières à la colonisation. Le Maghreb non désertique est un peu plus grand que la France, 580 000 km<sup>2</sup>, mais sa richesse en oiseaux nicheurs est moindre : 188 espèces contre 256 en France. Cette relation espèces/surfaces différente sur les îles par rapport aux continents peut servir de critère pour détecter des symptômes d'isolement biologique en milieu continental. Ce peut être important pour la création et la gestion de réserves (Chap. IV, V).

La signification biologique de la pente des droites de régression a été discutée par de nombreux auteurs (cf. Connor & MacCoy 1979, Abbott 1983). MacArthur & Wilson (1967) donnent comme valeurs usuelles de  $z$  0,12 à 0,17 sur les continents et 0,20 à 0,35 sur les îles, ce à quoi correspondent les chiffres de la figure I-6. L'explication la plus simple de cette réalité biologique est double. D'abord, l'agrandissement d'un territoire augmente la superficie des biotopes. Comme les risques d'extinction des populations sont inversement proportionnels à leur abondance, de vastes biotopes entretiennent des populations plus abondantes, donc moins vulnérables à l'extinction, que les petits. De tels biotopes devraient donc compter davantage d'espèces que les biotopes exigus, ce que confirme l'observation (Chap. IV). La deuxième explication, c'est que l'agrandissement d'un territoire se traduit habituellement par l'adjonction de biotopes différents qui seront habités par des espèces différentes.

La pente de la droite de régression a souvent été utilisée comme critère d'isolement dans le cadre d'un équilibre entre immigration et extinction de populations où la compétition jouerait un rôle majeur. Ce facteur de compétition est donc une troisième explication possible qui n'est d'ailleurs pas indépendante des deux précédentes. En réalité, les variations des valeurs de  $z$  autour d'une moyenne générale sont souvent si fortes que son pouvoir prédictif s'en trouve diminué. Abbott (1983) trouva que sur 75 îles de superficie variable, plus de la moitié des valeurs de  $z$  (55 %) oscillent entre 0,20 et 0,40. On verra dans le Chapitre V que plusieurs mécanismes entrent en jeu dans le déterminisme de cette relation qui fait intervenir l'ensemble des facteurs pouvant affecter la colonisation et la survie d'une population : effectif minimal, diversité et qualité des biotopes, compétition, aptitude des espèces à la dispersion.

## **ÉCHELLES DE PERCEPTION ET NIVEAUX D'ORGANISATION BIOLOGIQUE : DES PROBLÉMATIQUES COMPLÉMENTAIRES**

Un aperçu des différents types de processus biogéographiques a été proposé au début de ce chapitre. Je vais reprendre cette question d'une façon plus concrète et sous un angle quelque peu différent. Les processus biogéographiques qui opèrent le long d'un double continuum temps-espace ne sont pas indépendants les uns des autres. De ce fait, il peut être utile de pratiquer une démarche interactive entre

grands ensembles fauniques et populations locales, entre vastes espaces et petits territoires, les différentes approches se complétant et s'emboîtant les unes dans les autres (Blondel & Choisy 1983). Certaines hypothèses de recherche à un niveau donné peuvent être suscitées par des phénomènes observés à un autre niveau, tout comme certains processus sont incompréhensibles si on ne leur apporte pas un éclairage complémentaire provenant d'autres horizons.

Le cas des oiseaux permet d'illustrer cette démarche. Définissons cinq échelles de perception spatiale qui correspondent aux cinq premiers points de la régression intra-continentale de la fig. I-6. Ces échelles, les niveaux d'organisation biologique correspondants et les problèmes biologiques qu'ils soulèvent sont résumés sur le tableau I-1 et les figures I-7 et I-8.

**Échelle du continent** (point *E* sur la fig. I-6, fig. I-7a et I-8). Quitte à malmener le bon sens géographique, admettons que l'aire méditerranéenne avec ses quelque trois millions de km<sup>2</sup> représente une « entité biogéographique continentale », ce que ne contredit pas l'origine biogéographique des faunes qui est presque exclusivement paléarctique. A cette échelle, le niveau d'organisation biologique est l'ensemble des oiseaux qui ont peuplé la région, c'est-à-dire l'avifaune méditerranéenne considérée globalement comme une entité biogéographique chargée d'une histoire.

**Questions :** 335 espèces d'oiseaux nichent sur l'ensemble de cette aire méditerranéenne et les nombres d'espèces présentes dans les principales unités de territoire sont indiqués sur la fig. I-8. Les variables et descripteurs utilisés à cette échelle sont d'ordre géographique et orographique, la distribution des espèces étant plus ou moins largement conditionnée par la configuration spatiale des masses continentales, îles, presqu'îles et archipels. Quelle est l'origine biogéographique des taxons, les modalités de leur répartition dans cette vaste région, quelles sont leurs affinités avec les faunes Indo-malaise et Afrotropicale ? Comment s'est faite leur mise en place ? Quelles ont été les conséquences des événements climatiques du Quaternaire sur les distributions et sur les processus de spéciation ? En quoi la longue et intense action de l'homme sur la végétation méditerranéenne a eu une influence sur les distributions actuelles ? A ce niveau, le temps est long et l'espace est vaste. Ces problèmes relèvent de la biogéographie historique, ils seront examinés au Chapitre II.

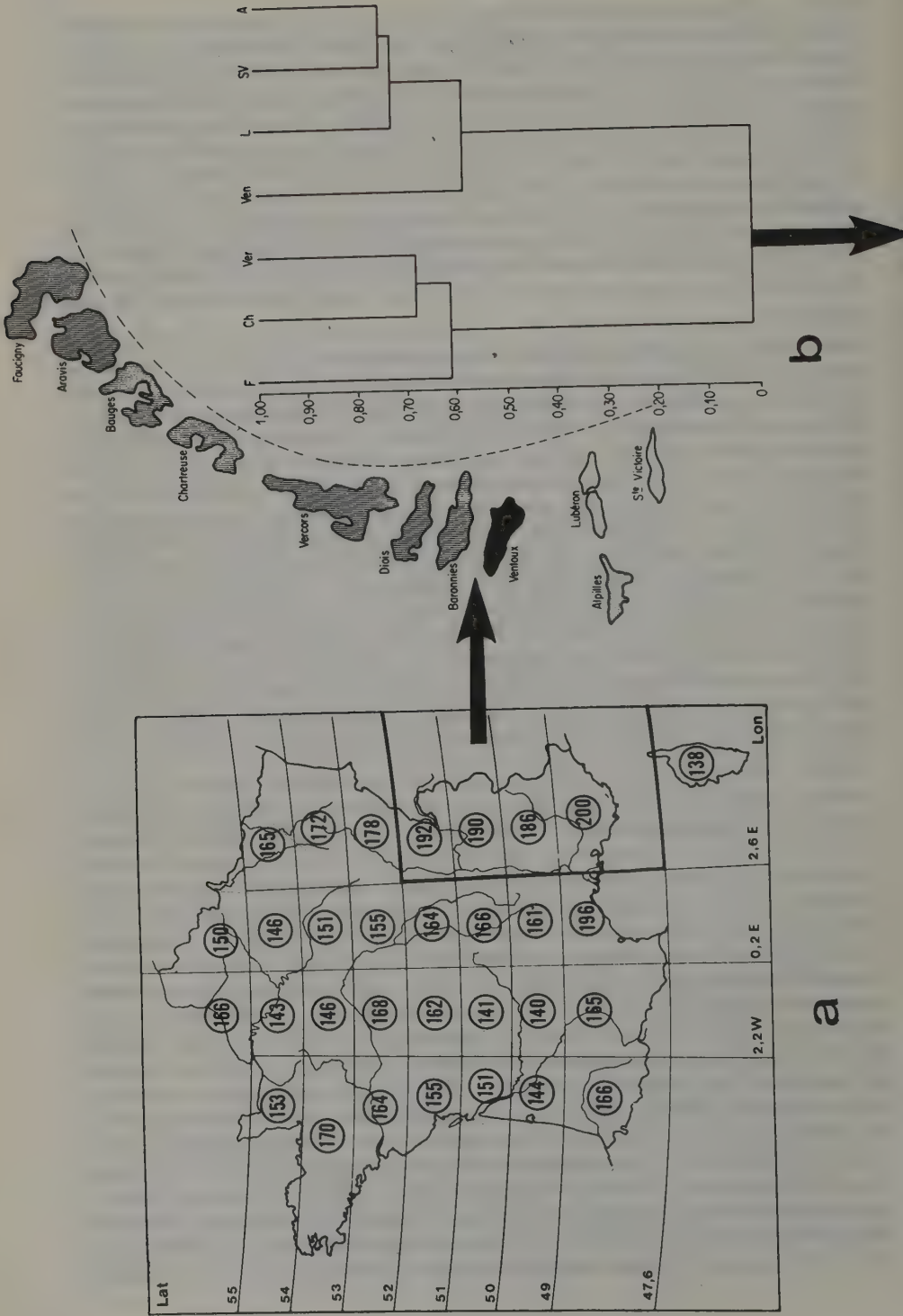
**Échelle de la Région** (point *R* sur la fig. I-6, fig. I-7a et I-7b). La région telle qu'elle est comprise ici correspond à des entités géographiques dont le macroclimat peut être considéré comme un bon critère de caractérisation (Long 1974). La définition d'une région se fait de façon essentiellement pragmatique en fonction d'objectifs de recherche précis. Les provinces françaises comme le Languedoc, la Provence, la Savoie ou la Bourgogne peuvent être considérées comme des régions et la définition que donne à ce mot le dictionnaire Robert convient assez bien : « territoire relativement étendu possédant des caractères physiques et humains particuliers qui en font une unité distincte des régions voisines ». Ces régions peuvent être de dimensions très variables et leur délimitation est davantage affaire de bon sens et d'efficacité opérationnelle que le résultat de l'application de critères écologiques rigoureux. A cette échelle, la variable surface explique à elle seule la plus grande partie des richesses spécifiques. On constate par expérience que dans une fourchette de l'ordre de 10 000 à 20 000 km<sup>2</sup>, les richesses en oiseaux sont de l'ordre de 150 à 180 espèces, par exemple 175 en Provence (8 850 km<sup>2</sup>), 172 sur les 10 480 km<sup>2</sup> des départements des Pyrénées-Orientales et de l'Aude (Blondel & Frochot 1976), 142

sur les 8 800 km<sup>2</sup> de Bourgogne (Ferry 1973). La portée générale de la relation richesse/surface et sa relative indépendance des facteurs écologiques à ces échelles se vérifient si les aires étudiées sont définies sur des critères parfaitement arbitraires comme c'est le cas d'un découpage systématique basé sur des coordonnées géographiques, ce qui prouve qu'à cette échelle la surface est un bon intégrateur des variables du milieu. Les 30 « régions » continentales (Corse exclue) délimitées sur la carte de France (fig. I-7a) ont permis à Blondel & Huc (1978) d'établir à partir de l'Atlas des oiseaux nicheurs de France (Yeatman 1976) les richesses par unité de surface de 18 000 km<sup>2</sup>. Les richesses moyennes de ces régions sont assez voisines puisqu'elles oscillent entre 140 et 200 espèces (fig. I-7a) avec une moyenne de 163,5 espèces ( $\sigma = 16,6$ ). A cette échelle, les niveaux d'organisation biologique sont les flores et les faunes régionales qui caractérisent souvent certains grands types de végétation.

**Questions :** la distribution des faunes et leur histoire étant connues à l'échelle de l'ensemble de l'aire méditerranéenne (niveau de perception précédent), comparons les richesses spécifiques et l'identité des espèces entre deux régions qui se distinguent par un caractère important comme le degré d'isolement. Quelles différences constatons-nous ? Si l'on compare les faunes d'oiseaux et de mammifères de l'ensemble de la Corse avec celles de régions continentales comparables par leur superficie et leur diversité physiographique, trouverons-nous des différences ? Si oui, ces différences sont-elles attribuables à l'isolement de la Corse ? Sont-elles dues à des mécanismes actuels de colonisation et d'extinction ou l'histoire joue-t-elle un rôle ? Ce rôle est-il le même pour de bons disperseurs comme les oiseaux ou les chauves-souris et de mauvais disperseurs comme les mammifères terrestres, les lézards et les poissons d'eau douce ? Y a-t-il des modifications morphologiques des taxons insulaires qui laisseraient supposer une rupture plus ou moins ancienne du flux génique entre populations continentales et insulaires ? Dans quelle mesure l'histoire des faunes étudiée à l'échelle continentale éclaire-t-elle les particularités des faunes insulaires ? Ces problèmes feront l'objet du Chapitre V.

**Échelle du Secteur** (point S sur la fig. I-6, fig. I-7c). On définira le secteur comme l'ensemble des biotopes situés sur un territoire caractérisé par les mêmes constantes géomorphologiques et bioclimatiques, par exemple l'ensemble des biotopes situés dans une même unité géomorphologique qu'est le delta du Rhône ou l'ensemble des biotopes rencontrés dans un massif forestier situé dans les mêmes conditions de sol et de climat. Comme pour la région, la définition du secteur doit obéir avant tout à des critères d'efficacité de recherche et de bon sens ; sa définition est affaire de convention et sa superficie peut être très variable. Les districts naturels définis par Lebreton (1977) comme des « entités géographiques présentant une bonne homogénéité physique (géologique et climatique) et biologique (végétale en premier chef), le relief constituant le principal critère de discontinuité » peuvent être considérés comme des secteurs. Par exemple, chacun des massifs montagneux qui jalonnent l'arc préalpin calcaire (fig. I-7b) peut être assimilé à un secteur. A cette échelle, le nombre d'espèces d'oiseaux nicheurs est de l'ordre de 100 à 130 espèces, par exemple 112 en Camargue (Blondel & Isenmann 1981), 106 en moyenne pour les 60 districts cartographiés par le CORA (Lebreton 1977), 127 dans un grand secteur de 2 830 km<sup>2</sup> des Alpes du Nord, le Faucigny (Desmet 1982). A une échelle un peu plus grande, on peut englober dans un même secteur l'ensemble des faciès de végétation que l'on rencontre dans une même série de végétation au sens de Gaussen (1963), ou encore l'ensemble des stades d'une succession écolo-





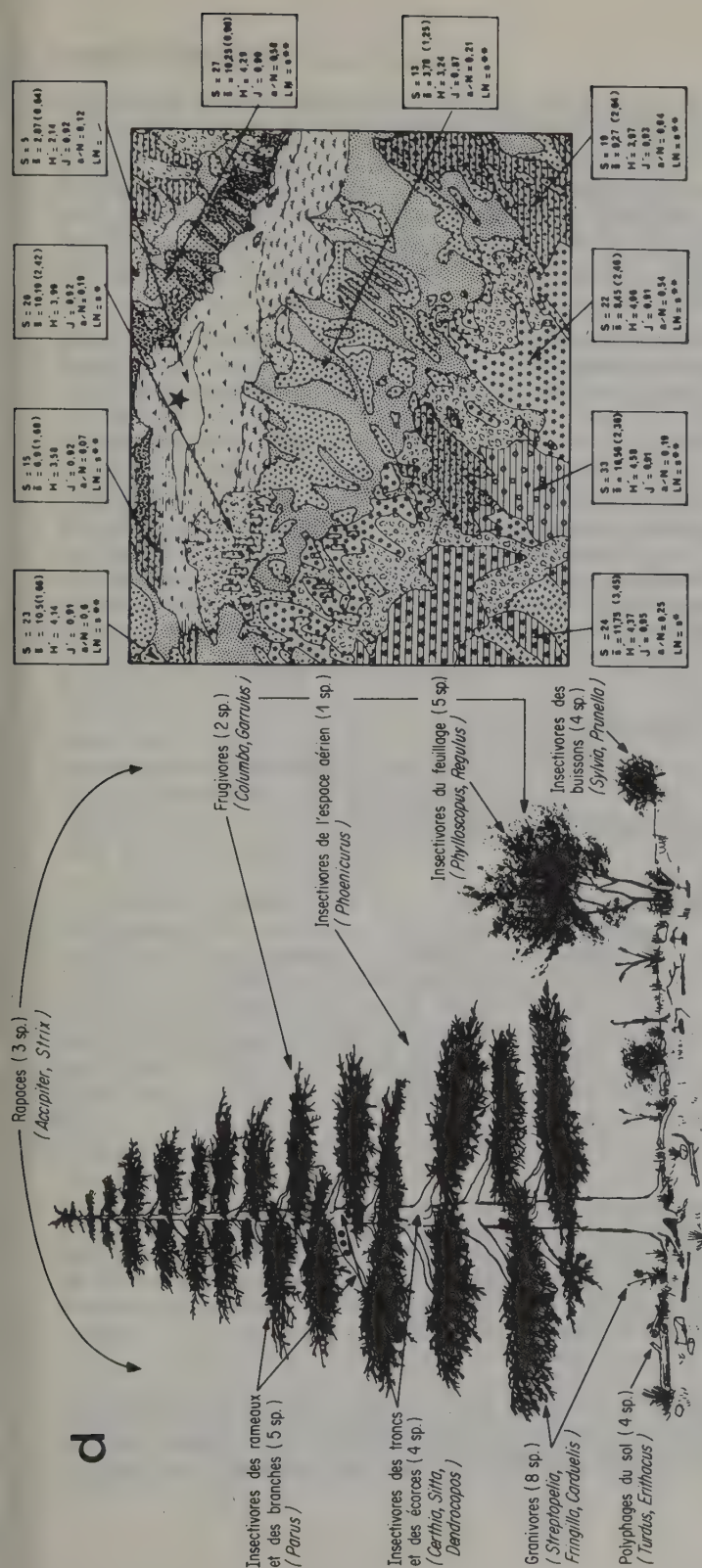


FIG. 1-7. — Illustration de la complémentarité des échelles de perception et du choix des axes-cripteurs de distribution pertinents à ces échelles.  $a$  = niveau « continental » ; nombres d'espèces d'oiseaux nicheurs par unités territoriales de 18 000 km<sup>2</sup> ;  $b$  = niveau régional ; affinités biogéographiques des avifaunes des différents massifs de l'arc préalpin calcaire. Le dendrogramme est construit à partir des coefficients de corrélation de point calculés sur les listes d'espèces ;  $c$  = niveau du secteur et du biotope ; diagnostic de la composition et de la structure des peuplements dans les différents biotopes du Mont Ventoux caractérisés par les espèces végétales dominantes. Pour chaque biotope sont indiqués en encart quelques caractères remarquables des peuplements.  $S$  = richesse totale,  $s$  = richesse moyenne,  $H'$  = diversité de Shannon,  $J'$  = équirépartition,  $a/N$  = pente de la courbe de richesse cumulée à son extrémité,  $LN$  = seuil de signification de l'ajustement de la distribution observée au modèle lognormal de Preston ;  $d$  = niveau du biotope et de la station ; illustration de la distribution en guides des 36 espèces d'oiseaux de la Cédraie (BLONDEL 1979).

gique qui figurent dans l'espace une mosaïque de biotopes d'âge et de structure variés. L'étude des facteurs écologiques qui entretiennent cette mosaïque et des conséquences de cet effet de mosaïque sur les distributions et les abondances est de la plus haute importance en biogéographie évolutive à cette échelle. Les variables et descripteurs sont essentiellement d'ordre botanique : flore et végétation tant il est vrai que pour la plupart des animaux, c'est la végétation, sa composition floristique et son organisation dans l'espace qui conditionnent l'identité des espèces et leur structuration en peuplements.

Le niveau d'organisation biologique correspondant est l'ensemble des peuplements ou groupes d'espèces qui se font et se défont dans le temps et dans l'espace en fonction de la dynamique des différents biotopes constitutifs de la mosaïque.

**Questions :** supposons que nous ayons constaté à l'échelle régionale un fort appauvrissement de la faune de Corse par rapport à celle des régions continentales homologues. Cet appauvrissement a-t-il des répercussions sur la structure et la dynamique des peuplements ? Examinons la question en comparant deux séries de peuplements, l'un en Corse, l'autre sur le continent (fig. I-8). Pourra-t-on de cette façon détecter un quelconque syndrome d'insularité se traduisant par exemple par une dynamique différente des peuplements, des normes différentes de sélection de l'habitat, des relations différentes de compétition ou de prédation ? Les problèmes biogéographiques qui se posent à ces échelles seront examinés dans les Chapitres III, IV et V.

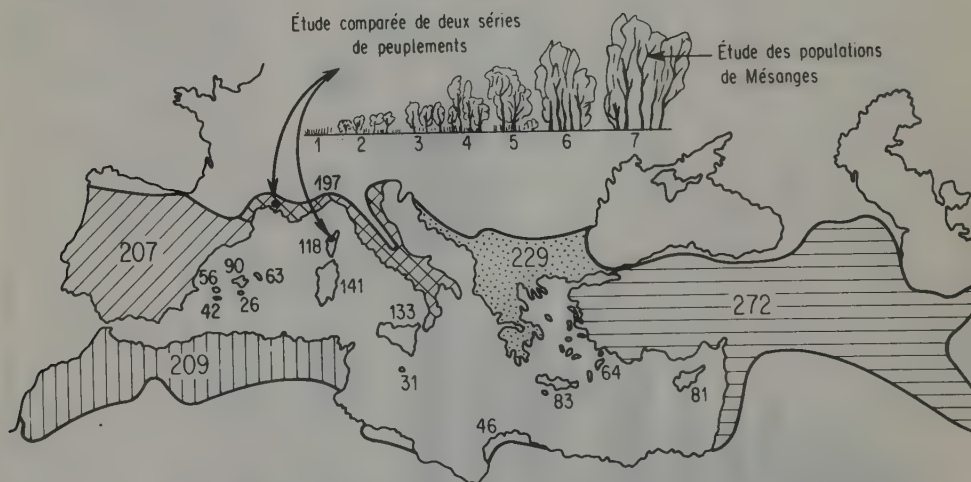


FIG. I-8. — Les processus biogéographiques peuvent être étudiés à différents niveaux de perception. Quatre sont illustrés sur cette figure : l'aire méditerranéenne dans son ensemble (les nombres indiquent les richesses en oiseaux par unité de territoire) ; le niveau régional (comparaison des faunes corses et continentales) ; le niveau du secteur (comparaison des peuplements le long de successions écologiques en Provence et en Corse) ; le niveau du biotope (biologie comparée des populations de Mésanges).

**Échelle du Biotope** (point B sur la fig. I-6, chacune des unités de paysage cartographiées sur la fig. I-7c). Le biotope est l'unité élémentaire de paysage que l'on peut définir comme « une certaine étendue topographique, homogène dans ses con-



ditions physiques et ses caractères biotiques, à l'échelle du phénomène étudié » (Blondel 1979), l'échelle du phénomène étant le groupe auquel on s'adresse, par exemple les carabes, les micromammifères ou les passereaux. Il est évident que les critères de définition du biotope dépendent étroitement des animaux concernés puisque chaque catégorie d'organismes définit en quelque sorte elle-même l'échelle de son propre environnement (Harper 1977). Le peuplement qui habite le biotope doit lui aussi être homogène. Les très nombreux dénombrements d'oiseaux effectués dans diverses forêts de France dont la structure est à peu près équivalente, révèlent que le nombre moyen d'espèces peuplant un échantillon d'une dizaine d'ha est de l'ordre d'une trentaine d'espèces, par exemple 29 dans une futaie de Chênes pédonculés en Bourgogne (Ferry & Frochot 1970), 33 dans la futaie de Hêtres de la forêt de Fontainebleau (Spitz & Le Louarn 1978), 33 dans la Cédraie du Mont-Ventoux (Blondel 1975). A l'échelle du biotope, les problèmes qui se posent concernent la composition et la structure des peuplements, les normes de sélection de l'habitat, le partage des ressources, les problèmes de coexistence, bref tout ce qui concerne le déterminisme des distributions et des abondances à grande échelle.

**Questions :** si les peuplements de Corse présentent d'importantes différences par rapport à leurs homologues continentaux, ces différences ont-elles des incidences sur les normes de sélection de l'habitat, sur les techniques d'acquisition de la nourriture, sur le partage des ressources, bref sur les niches réalisées ? L'étude des guildes, c'est-à-dire des groupes d'espèces voisines qui se partagent une même ressource du milieu (Root 1967), devrait permettre de répondre à la question. De façon encore plus fondamentale, ces différences ont-elles des incidences sur le fonctionnement des populations ? Pour y répondre, passons à un autre niveau, celui des populations locales et comparons entre Corse et continent le fonctionnement de populations qui se prêtent bien à l'analyse de leurs traits démographiques et de certains aspects de leur niche (fig. I-8).

**Niveau de la station** (point *s* sur la fig. I-6, fig. I-7d). La station est la plus petite unité de territoire où, toujours à l'échelle du phénomène étudié, ici les oiseaux, se trouve réunie une fraction des espèces du peuplement. Sa superficie qu'il n'est pas possible de préciser *a priori* est de l'ordre de quelques dizaines d'ares à quelques ha. En fait, la station correspond souvent à la prise d'échantillonnage, ce qui est le cas en ornithologie quantitative. Sa surface est alors arbitrairement fixée par la méthode de collecte des données (Blondel 1975). Dans les milieux forestiers d'Europe, le nombre d'espèces présentes sur la station est de l'ordre d'une dizaine d'espèces (9,6 en moyenne pour 2 000 stations). Mais la station a aussi une signification biologique importante car c'est l'espace dans lequel les espèces entretiennent des relations de voisinage et se situent les unes par rapport aux autres en fonction de leur comportement et de la manière dont elles se partagent l'espace.

**Questions :** soient deux populations de Musaraignes ou de Mésanges, l'une dans un biotope insulaire et l'autre dans un biotope continental. Définissons à l'aide de méthodes appropriées les principaux traits éco-démographiques de leur histoire naturelle. Si les stratégies adaptatives réalisées sont très différentes d'un biotope à l'autre, ces différences sont-elles dues à des phénomènes de compétition inter- ou intra-spécifique, ou bien à des différences dans l'abondance des ressources et leur variabilité sur le cycle annuel ? Est-ce le climat, la structure des communautés ou d'autres facteurs qui jouent un rôle décisif dans le fonctionnement de ces populations ? Les différences sont-elles génétiquement fixées, soit en raison d'un

TABLEAU 1-1. — Niveaux de perception, échelles d'expression cartographique et nature de quelques problèmes biogéographiques que le zoologiste peut étudier à ces niveaux.

NIVEAU DE PERCEPTION	ECHELLE D'EXPRESSION	NIVEAU D'ORGANISATION BIOLOGIQUE	VARIABLES & DESCRIPTEURS	PROBLEMES BIOGEOGRAPHIQUES
<u>Continental</u>	1/10 <sup>7</sup>	Régions et provinces biogéographiques, ensembles fauniques	Tectoniques, géographiques, paléobiologiques, paléoclimatiques	Biogéographie historique : canevas de distribution, origine, caractérisation et mise en place des faunes, biosystématique, spéciation
<u>Régional</u>	1/10 <sup>6</sup>	Faunes d'une subdivision biogéographique	Topographiques, géographiques, macroclimatiques, types de végétation	Histoire des peuplements, affinités biogéographiques et taxinomiques, étagement bioclimatique, convergences et divergences éco-morphologiques
<u>Sectoriel</u>	1/10 <sup>5</sup>	Ensemble de peuplements	Ecologiques, phytologiques, climatiques, unités de végétation, régime de perturbations	Structure et dynamique des peuplements, colonisation-extinction-recolonisation rôle régulateur des perturbations, successions écologiques, dispersion
<u>Du biotope</u>	1/10 <sup>4</sup>	Peuplement, populations	Microtopographiques, microclimatiques, édaphiques, structure de la végétation, grain du biotope	Composition et structure d'un peuplement, partage des ressources, mécanismes de coexistence, compétition, prédation, parasitisme, dynamique des populations,
<u>Stationnel</u>	1/10 <sup>3</sup>	Gilde, populations locales, dèmes	Structure et saisonnalité de l'environnement, contraintes et ressources	Biologie des populations, étude des niches, systèmes "populations environnements", stratégies adaptatives

effet de fondation suivi de dérive, soit sous l'effet d'une sélection directionnelle, ou bien entrent-elles dans le cadre de la plasticité phénotypique des organismes ? Nous entrons alors vraiment dans le domaine de la biologie des populations et il y a fort à parier que les résultats obtenus par une telle démarche comparative déboucheront sur de nouvelles questions auxquelles on ne pourra répondre qu'en passant au stade suivant : le stade expérimental qui permet de contrôler une partie des facteurs écologiques.

\*  
\* \*

L'extension spatiale des niveaux de perception tels qu'ils sont utilisés ici n'obéit à aucune contrainte méthodologique. Les surfaces auxquelles a été collée l'étiquette de station, biotope, secteur, etc. sont arbitraires. Alors qu'une station ou une région sont des réalités géographiques, la première en raison des contraintes d'échantillonnage, la seconde en raison de constantes géomorphologiques et spatiales qui ne dépendent pas de l'observateur, le biotope et bien souvent le secteur sont quant à eux des réalités écologiques. Dans nos régions, leur extension dépend surtout du mode d'utilisation des paysages par l'homme. Ainsi, dans un secteur donné, toutes les taches de milieu caractérisées par la même formation végétale constituent ensemble un même biotope, quelles que soient leur extension et leur localisation à l'intérieur du secteur. Cette remarque a son importance pratique : elle signifie qu'on ne doit pas être prisonnier d'un système rigide et formel quant à la définition des niveaux de perception dès lors qu'on applique le concept à la solution de problèmes biologiques précis et que la définition des niveaux de perception est clairement faite en fonction de la nature des taxons étudiés. C'est ainsi que les différents stades d'une succession écologique forestière peuvent parfaitement être considérés collectivement comme un secteur constitué de  $x$  biotopes élémentaires. Or une succession n'a pas de sens géographique ; c'est une réalité écologique dont les processus se déroulent dans le temps. Son extension spatiale ne peut être précisée. Ce qui compte dans la définition d'un secteur, c'est moins ses dimensions spatiales que la problématique scientifique qui y est rattachée : l'étude de la dynamique des espèces et des populations dans une mosaïque de milieux interdépendants.

L'ensemble de ces échelles de perception et niveaux d'organisation qui s'y rapportent permet en quelque sorte de balayer tout le champ d'application de la biogéographie puisqu'ils concernent aussi bien les complexes fauniques à l'échelle continentale que les systèmes génétiques à l'échelle locale. La tâche est immense, bien sûr, et on ne peut tout au plus qu'apporter quelques éléments de réponse à chacun de ces niveaux. L'essentiel est de toujours garder à l'esprit cette démarche interactive entre problèmes biologiques posés à différentes échelles, en s'appliquant toujours à privilégier la recherche des *causes* des diversités biologiques. Un même principe unificateur cimente ces approches en apparence fort éloignées : dans chaque situation locale, le nombre d'espèces en présence est la résultante d'une histoire évolutive et d'une situation écologique actuelle. La première s'étudie à petite échelle et la seconde à grande échelle mais les deux démarches sont complémentaires.

Cette approche de la biogéographie dont les contours ont été dessinés dans ce chapitre, est davantage une attitude intellectuelle qu'une théorie nouvelle, une méthode de pensée qu'une dogmatique, la recherche d'une explication des faits au moyen d'un ensemble d'éléments de validation rassemblés par les moyens les plus divers plutôt que l'adhésion inconditionnelle à quelque théorie à la mode.



## CHAPITRE II

# BIOGÉOGRAPHIE HISTORIQUE

### OBJECTIFS ET MÉTHODES DE LA BIOGÉOGRAPHIE HISTORIQUE

A cette échelle de résolution des phénomènes qui est celle de vastes espaces habités par des ensembles fauniques complexes, le problème est de comprendre l'origine des diversités biologiques à la lumière de l'histoire conjointe qu'ont connue les faunes et les milieux. Si la biogéographie évolutive est bien l'étude de la diversité des organismes et celle de leur régulation sur des entités géographiques hétérogènes et changeantes, la question est d'examiner à ces échelles du temps qui est long et de l'espace qui est vaste, les causes et les conséquences de la spéciation sur les diversités biologiques. La reconstitution de l'origine des canevas de distribution actuels qui ne sont que les instantanés d'un long et permanent processus évolutif, est l'objet de la biogéographie historique. On se limitera dans ce chapitre à l'analyse des processus qui se sont déroulés au cours du Pléistocène et de l'Holocène, car les événements climatiques qui ont marqué cette période ont eu des répercussions décisives sur la mise en place des faunes actuelles. Brodtkorb (1971) va même jusqu'à écrire à propos des oiseaux que « the evidence continues to amass that all living species of birds arose during the Quaternary » !

La biogéographie et la systématique sont ici étroitement associées car l'objectif est de définir des unités de l'évolution, c'est-à-dire les groupes monophylétiques de taxons phylogénétiquement reliés les uns aux autres, puis de décrire et d'interpréter leur histoire et celle de leur transformation. La démarche trouve sa justification dans cette phrase de Mayr (1965) : « as a result of various historical forces a fauna is composed of unequal elements and no fauna can be fully understood until it is segregated into its elements and until one has succeeded in explaining the separate history of each of these elements ». Il s'agit donc de décrypter et d'expliquer l'histoire de ces éléments constitutifs des faunes et de les interpréter à la lumière des processus de spéciation en relation avec l'histoire des milieux. La méthode s'appuie

sur la théorie de la spéciation allopatrique abondamment développée et illustrée par Mayr (1942, 1963, 1974). Le processus initial de la différenciation est donc extrinsèque aux organismes puisque de nature géographique, les discontinuités autorisant une différenciation ultérieure. Ce mode de spéciation n'est d'ailleurs pas exclusif d'autres processus de spéciation parapatrique ou stasipatrique, même chez les vertébrés (cf. Bush 1975, Dobzhansky *et al.* 1977, Endler 1977). Un modèle de spéciation stasipatrique (ou « quasi sympatrique » de Pielou 1979) a été donné par White (1978) et semble être validé chez certaines souris robertsoniennes d'Italie où le nombre de chromosomes est réduit par fusions centriques (Thaler *et al.* 1981a, Thaler 1983). Mais quel que soit l'intérêt théorique considérable de tels modes de spéciation, la spéciation allopatrique est très probablement le processus le plus répandu, au moins chez les vertébrés (Selander 1971).

### Une biosystématique périspécifique : la structure populationnelle de l'espèce

Unité systématique de base, l'espèce qui est un « groupe de populations naturelles réellement ou potentiellement interfécondes » (Mayr 1963) est la cible de toute étude de variation évolutive. Le grand apport de Mayr et de son école est d'avoir contribué à substituer une conception biologique de l'espèce à la notion typologique ancienne (cf. aussi la magistrale synthèse de Selander 1971). La biosystématique évolutive s'applique à étudier les variations internes de l'espèce, c'est-à-dire sa « structure populationnelle » (Mayr 1959, 1963, 1974). Cette variation signifie que l'échange génique entre populations peut être localement freiné par des barrières plus ou moins étanches. Presque toutes les espèces sont polytypiques, notamment à la périphérie des aires de distribution ainsi que dans les régions présentant des discontinuités géographiques et topographiques ; la fréquence des isolats dépend de la structure de l'environnement et de l'aptitude des organismes à franchir les barrières. Le lézard des murailles, *Lacerta muralis*, qui ne compte que trois sous-espèces sur l'ensemble de la péninsule ibérique, en comprend 50 sur les îlots de l'archipel des Baléares où ce lézard est absent des grandes îles (Buchholz 1954). Chez les oiseaux, il y a environ 28 500 sous-espèces pour 8 900 espèces, soit approximativement 3,3 sous-espèces par espèce. Mais il y a de très grandes différences entre les familles : 2,6 sous-espèces par espèce chez les Hirondelles (79 espèces), 5,1 chez les Alouettes (75 espèces). Certaines espèces comptant 20 à 30 sous-espèces ne sont pas rares dans les régions hautement insulaires, la palme revenant à un Gobemouche de la famille des Muscicapidae *Pachycephala pectoralis* habitant la région Indo-malaise qui compte 70 sous-espèces dûment décrites (Mayr 1963). Un autre exemple de polytypisme élevé figure sur le Tableau II-1 à propos des oiseaux de la région méditerranéenne.

Ces exemples illustrent l'influence de l'isolement géographique et de l'aptitude à la dispersion sur la variation des espèces : les grands migrateurs comme les Hirondelles sont moins polytypiques que les sédentaires comme les Alouettes. Mais les choses se compliquent quand les échanges de gènes dépassent les limites du groupe de populations qui composent une espèce pour déborder sur un autre groupe qui compose une autre espèce. Or de tels cas sont loin d'être rares et on connaît de multiples exemples d'hybridation plus ou moins prononcée entre deux « bonnes espèces ». Que l'espèce soit une entité naturelle objective, cela semble évident, mais sa délimitation est toujours problématique. D'où une certaine difficulté à définir

l'espèce comme en témoignent trois ouvrages récents (Bocquet *et al.* 1976-1980) exclusivement consacrés au « problème de l'espèce ». La systématique biologique de rang périspécifique (« autour de l'espèce ») ou biosystématique évolutive s'efforce précisément d'y voir clair dans cette hiérarchie des échanges géniques en trouvant une signification en termes de modalités spatio-temporelles des étapes de la spéciation : où, quand et comment les taxons ont divergé, quelles ont été les causes de ces divergences et quel est le niveau d'isolement reproductif atteint ? Qui dit systématique dit classification, mais classification ordonnée visant à l'« étude scientifique des différents organismes, de leur diversité et de leurs relations » (Simpson 1961). Le problème est donc d'identifier les relations de parenté entre taxons, et de les mettre en parallèle avec l'histoire des milieux qui a été à l'origine de leur différenciation. Le propos est donc bien biogéographique. A l'échelle où ils travaillent, les systématiciens, s'intéressant à la structure populationnelle de nombreux groupes sur de vastes espaces, n'ont pas accès aux structures génétiques de leurs taxons car cela constituerait un investissement incompatible avec l'échelle à laquelle ils opèrent. Ils travaillent dans l'espace des phénotypes sur des critères morphologiques et l'essentiel du matériel utilisé dans les études de spéciation provient d'analyses taxinomiques. On présume que le taux de brassage génétique entre populations, tel qu'il peut être inféré de l'étude taxinomique, est proportionnel au degré de différenciation morphologique. Bien que cette position soit acceptable en première approximation (Ayala 1975, Micevich & Johnson 1976), les techniques modernes de classification par hybridation d'ADN montrent que les taux de différenciation morphologique sont loin d'être directement couplés avec les taux d'évolution génétique. Et il est vrai que deux espèces jumelles morphologiquement très semblables ont des distances génétiques supérieures à celles qui séparent deux sous-espèces morphologiquement très différentes. Un nombre croissant d'exemples montre que les caractères morphologiques ne sont pas de bons indicateurs de l'évolution génétique (Sibley & Ahlquist 1983). Les révisions systématiques basées sur la génétique moléculaire sont promises à un riche avenir. Cela dit, la démarche traditionnelle de l'école Mayr-Simpson reste certainement valide à l'échelle de la variation périspécifique qui nous intéresse ici. Les systématiciens se sont efforcés de hiérarchiser les niveaux de variation mieux qu'il n'est possible de le faire par le seul jeu d'une nomenclature binominale. Voici quelques-unes de ces catégories qui seront utiles à la compréhension de ce chapitre (Mayr 1963, Amadon 1966, Vuilleumier 1976).

— **Sous-espèce** : niveau de rang inférieur à l'espèce, discernable par des critères morphologiques et auquel on applique une nomenclature trinominale.

— **Semi-espèce** : unité taxinomique correspondant à des cas intermédiaires entre sous-espèce et espèce ; ce sont les « borderline cases » ou « ceintures hybrides ». Ces taxons nettement individualisés par des caractères morphologiques mais entre lesquels il y a introgression de caractères sont habituellement parapatriques (Descimon 1976).

— **Allo-espèce** : unités entièrement ou largement allopatriques représentant des taxons dont les processus de spéciation sont terminés.

— **Super-espèce** : groupe monophylétique d'espèces qui se remplacent mutuellement les unes les autres, donc obligatoirement allopatriques, mais qui sont trop différentes morphologiquement pour pouvoir être incluses dans la même espèce (Mayr 1942). Plusieurs allo-espèces ou semi-espèces constituent une super-espèce.



— **Groupe-espèces** : groupe naturel d'espèces aux affinités étroites mais pouvant être sympatriques donc ayant totalement achevé leur spéciation.

La théorie de la spéciation allopatrique, à partir de laquelle on reconstruit la structure des groupes monophylétiques, admet que les étapes de la spéciation, c'est-à-dire les taux de brassage génétique, sont discernables dans les canevas de distribution actuels et dans les niveaux de différenciation des populations et des espèces, c'est-à-dire sur la séquence population < sous-espèce < semi-espèce < allo-espèce < espèce < super-espèce < groupe-espèces.

Cette biosystématique évolutive associe tel ou tel statut taxinomique à une étape précise du processus de spéciation ; elle identifie les modalités de la diversification des taxons à partir d'un ancêtre commun.

### Structure populationnelle de l'espèce et reconstitution des étapes de la spéciation

L'objectif est de préciser la nature et l'ampleur de la variation géographique entre populations voisines, de détecter les isolats géographiques, les caractères que présentent les populations intermédiaires entre populations phénotypiquement distinctes, les contacts secondaires entre taxons auparavant isolés (zones d'introgresion) etc. Concrètement la démarche comporte quatre étapes (Vuilleumier 1980) : 1) on fait un inventaire et une diagnose soigneuse de l'ensemble des taxons (généralement sur des spécimens de Musées), 2) on cartographie leurs aires de distribution en insistant tout particulièrement sur les taxons affines, les zones de contact secondaire et d'hybridation, 3) on reconstitue à l'aide de documents paléogéographiques et paléobiologiques l'histoire spatio-temporelle des milieux, les événements climatiques et géographiques qui ont pu provoquer des barrières propices à des divergences évolutives, enfin 4) on confronte les deux séries de résultats dans le but d'expliquer la dynamique spatio-temporelle des processus de spéciation afin de construire un scénario plausible et cohérent de l'origine et du développement des faunes.

Les deux premières étapes sont descriptives (« *pattern analysis* ») et les deux secondes sont interprétatives (« *causal analysis* »). L'ensemble combine des recherches systématiques, aréographiques, écologiques et évolutives. La biogéographie historique est donc par définition pluridisciplinaire puisqu'elle s'appuie à la fois sur la paléontologie et la néontologie. Elle procède par accumulation d'indications glanées dans les domaines les plus divers mais dont aucune n'est à elle seule une preuve puisque la reconstitution de l'histoire des faunes se fait à partir d'une constellation d'arguments d'ordre écologique, systématique et paléobiologique. De ce fait, elle est contestée par ceux qui lui reprochent d'être davantage un « art » qu'une science au sens poppérien du terme, c'est-à-dire un ensemble de démarches de type hypothético-déductif passant par un protocole de validation ou de réfutation d'hypothèse (Illies 1974, Cracraft 1974, Ball 1980). D'où la réaction cladistique de Hennig (1966) et de ses continuateurs. Il n'empêche que cette façon de procéder est légitime quand l'expérimentation est impossible, ce qui est le cas lorsque l'histoire est une composante essentielle de la problématique de recherche. Il reste bien entendu que tout scénario de ce type restera toujours spéculatif en raison de la structure même des faits d'observation et de la démarche suivie.

### La super-espèce *Asthenes flammulata*

La super-espèce *Asthenes flammulata* (Furnariidae) est un groupe d'oiseaux répandus dans les biotopes d'altitude de la chaîne des Andes (fig. II-1). Le genre *Asthenes* comprend au moins quatre groupes d'espèces auxquels les systématiciens ont donné les noms de *A. flammulata*, *A. virgata*, *A. maculicauda*, *A. urubambensis*, ces taxons étant considérés comme de bonnes espèces par de Schauensee (1966). *A. urubambensis* est sympatrique avec *A. flammulata* au Pérou et *A. maculicauda* en Bolivie. Aucune trace d'hybridation avec ses congénères n'ayant été observée, on peut donc considérer qu'*A. urubambensis* est une bonne espèce biologique.

Quant aux trois autres, elles sont très semblables morphologiquement et largement allopatriques sauf au Pérou du sud où *virgata* entre en contact avec *maculicauda* et au Pérou central où *flammulata* entre en contact avec *virgata*. Cent quarante spécimens de ces trois formes nominales provenant de l'ensemble de l'aire de répartition ont été examinés par Vuilleumier (1968). Ils ont été regroupés en 15 « populations » nommées de A à O (fig. II-1) à partir de critères d'isolement géographique et de critères morphologiques (longueur du bec, longueur du tarse, couleur du plumage). L'étude de la variation géographique de cet échantillon a conduit l'auteur à distinguer le groupe M-N-O (Pérou du Sud à Argentine) qui, morphologiquement, est nettement distinct des autres, d'où cette première conclusion : le complexe « *Asthenes flammulata* » comprend deux unités taxinomiques : la première, A à L comprend les deux taxons *A. flammulata* et *A. virgata* et la seconde, M à O, comprend le taxon *A. maculicauda* remarquablement homogène malgré une distribution discontinue.

A l'intérieur du groupe A à L qui, globalement, présente une diminution clinale de la pigmentation du nord au sud, les oiseaux des populations A et B (Colombie) et K et L se distinguent des autres par certains caractères du plumage. De plus, A et B se distinguent l'une de l'autre par des différences morphologiques mais elles se ressemblent davantage entre elles qu'elles ne ressemblent aux populations plus méridionales (C-I) auxquelles on reconnaît le statut de sous-espèce : *A. flammulata flammulata*. D'où ces conclusions taxinomiques : le complexe *A. flammulata* constitue une super-espèce qui comprend deux semi-espèces allopatriques :

— *A. flammulata* est polytypique et se compose de plusieurs populations plus ou moins isolées qui s'étendent de Colombie au Pérou du Sud. Compte tenu du degré de variation au sein de cette semi-espèce, deux groupes de sous-espèces peuvent être reconnus : *A. f. multostriata* (A) et *A. f. quindiana* (B) au nord et *A. f. flammulata* (C-J) et *A. f. virgata* (K-L) au sud.

— *A. maculicauda* est monotypique et se compose de trois isolats (M-O) morphologiquement homogènes.

Cette super-espèce forme avec *A. urubambensis* un groupe-espèces.

La seconde étape de l'étude de la spéciation consiste à interpréter cette variation à la lumière des barrières passées ou actuelles susceptibles d'interrompre le brassage génétique. C'est la recherche de corrélations entre différenciation morphologique et environnement.

Dans une analyse des causes des distributions morcelées de l'ensemble des oiseaux

des Hautes Andes, Vuilleumier et Simberloff (1980) ont été conduits à accorder un rôle majeur aux événements climatiques Pléistocènes qui, à au moins trois reprises, ont provoqué des glissements altitudinaux des étages de végétation, donc des biotopes habités par les oiseaux. Les populations isolées A-K qui habitent actuellement les páramos des Andes du Nord (biotopes de type alpin isolés les uns des autres sur les Hautes Andes du Venezuela à l'Équateur) ont, à plusieurs reprises, été mises en contact lors des phases climatiques froides au cours desquelles les différentes îles montagneuses étaient coalescentes. Ces contacts ont favorisé la dispersion suivie d'échanges géniques entre populations. Elles furent par contre isolées lors des phases plus chaudes (situation actuelle), ces isolements ayant provoqué une active différenciation. Quant aux populations L-O qui habitent la Puna (milieux secs à végétation alpine distribués de façon continue dans les Andes centrales du Pérou à l'Argentine du Nord), elles furent au contraire isolées pendant les phases glaciaires par de vastes lacs et glaciers qui fragmentèrent les aires de distribution, favorisant une différenciation des taxons alors que pendant les phases glaciaires, les biotopes étaient continus comme aujourd'hui. Les distributions actuelles sont un héritage de cette histoire. Dans les deux cas, les processus de différenciation sont attribués aux alternances climatiques sur des faunes originaires de régions de plaine et dans une chaîne de montagne qui est récente, sa surrection datant du Plio-Pléistocène. Ces processus récents sont encore visibles sur la structure des populations de ces espèces qui présentent des stades variables d'isolement reproductif.

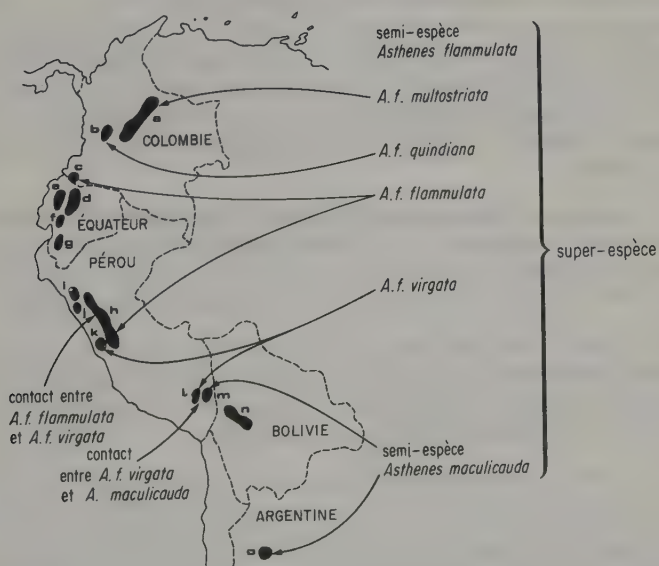


FIG. II-1. — Structure populationnelle de la super-espèce *Asthenes flammulata* (Aves, Furnariidés) dans les Hautes Andes. Les 14 isolats biologiques (A à O) présentent des degrés variables de différenciation morphologique et d'isolement reproductif (d'après VUILLEUMIER 1968).



### Le complexe *Mus* en Europe

Les souris d'Europe présentent une variation géographique importante, mais leur statut taxinomique a longtemps été imprécis, les différentes formes ayant habituellement été considérées comme des sous-espèces, notamment par Schwartz & Schwartz (1943) qui rangent toutes les souris d'Europe dans la même espèce *Mus musculus*. Il faut dire que contrairement aux oiseaux, l'homogénéité morphologique des micromammifères rend très délicat l'usage de critères morphologiques. Il a fallu faire appel à des critères biochimiques pour établir la systématique de ce complexe. Quatre groupes de souris ont été identifiés par électrophorèse (Bonhomme *et al.* 1978b, 1983, Thaler *et al.* 1981b, Thaler 1983). Ce sont (fig. II-2) :

- 1) *Mus musculus domesticus* et *M.m. brevisrostris* (= « *Mus 1* ») en Europe occidentale,
- 2) *Mus musculus musculus* (= « *Mus 2* ») en Europe orientale,
- 3) *Mus spretus* (= « *Mus 3* ») en Europe occidentale méditerranéenne,
- 4) *Mus musculus spicilegus* qui est scindée en deux groupes de populations presque entièrement allopatriques en Europe orientale, *M.m. spicilegus* sud (= *Mus 4A*) et *M.m. spicilegus* nord (= « *Mus 4B* »).

Qu'en est-il de la structure populationnelle de cet ensemble, c'est-à-dire des relations phylogénétiques entre taxons, et de l'histoire de leur spéciation ?

— *Mus 1* et *Mus 2* s'hybrident dans une zone de contact d'abord décelée sur des critères morphologiques par Zimmermann (1949) puis confirmée au moyen d'analyses électrophorétiques par Selander *et al.* (1969) au Danemark. Mais l'étroitesse de la zone d'hybridation (20 à 30 km) suggère que des facteurs sélectifs limitent l'introgression. On peut donc parler de semi-espèces parapatriques et la frontière qui les sépare à travers l'Europe semble correspondre à des facteurs climatiques (Thaler *et al.* 1981a).

— *Mus 1* et *Mus 3* s'hybrident au laboratoire seulement entre *spretus* mâle et *domesticus* femelle (Bonhomme *et al.* 1978a) mais jamais dans la nature en raison d'un isolement écologique et éthologique étudié par Orsini (1982) et Cassaing (1982). Ces deux taxons doivent être considérés comme de bonnes espèces.

— *Mus 1* et *Mus 4* sont sympatriques et parfois syntopiques en Grèce où ils ne s'hybrident pas (Bonhomme *et al.* 1978b). Ces deux taxons se comportent donc l'un vis-à-vis de l'autre comme deux bonnes espèces et *Mus 4* doit de ce fait être élevé au rang d'espèce, *Mus spicilegus* (Thaler *et al.* 1981a).

— *Mus 2* et *Mus 4* sont isolés génétiquement quand ils sont en sympatrie ; ils doivent donc être considérés comme deux bonnes espèces (Thaler *et al.* 1981b).

— Enfin *Mus 4A* (*M. spicilegus* Sud) et *Mus 4B* (*M. spicilegus* Nord) sont largement allopatriques mais isolés par des obstacles à leur dispersion sauf le long des côtes bulgares où ils paraissent s'exclure mutuellement (Orsini *et al.* 1983) bien que ces deux taxons puissent être trouvés en sympatrie (et même en syntopie) dans une région extrêmement limitée. Mais aucune hybridation ne se produit ni dans la nature ni au laboratoire. On doit donc considérer *Mus 4A* et *Mus 4B* comme deux bonnes espèces (Bonhomme *et al.* 1983). Elles constituent probablement un des cas les mieux attestés d'espèces jumelles chez les Mammifères, étant donné leur extrême similarité morphologique et génétique (Bonhomme *in litt.*).

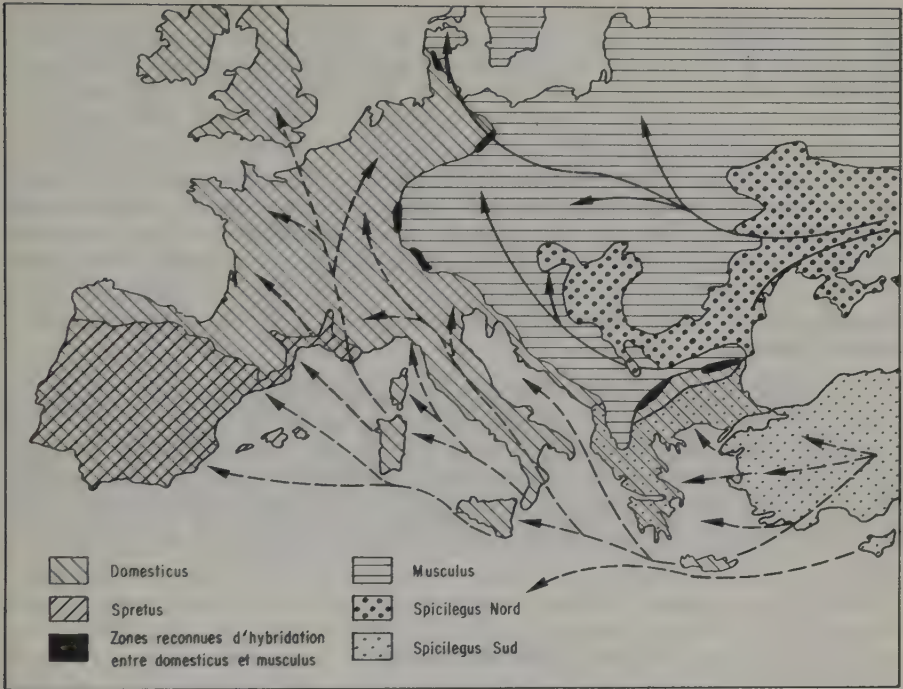


FIG. II-2. — Distribution des souris du genre *Mus* en Europe occidentale. Les flèches indiquent les voies probables de colonisation de l'Europe (complété d'après ORSINI 1982).

Établi à partir de critères biochimiques, géographiques et écologiques, le statut taxinomique de cet ensemble serait le suivant :

<i>Mus 1</i> = semi-espèce	}	super-espèce	}	groupe-espèces
<i>Mus 2</i> = semi-espèce				
<i>Mus 3</i> = espèce				
<i>Mus 4A</i> = allo-espèce	}	super-espèce		
<i>Mus 4B</i> = allo-espèce				

Quelles ont été les étapes de cette variation à partir d'un ancêtre commun supposé ? Les dépôts paléolithiques d'Europe n'ayant livré aucun fossile (Thaler *et al.* 1981a), on doit en conclure que la colonisation de l'Europe est quelque chose de récent non antérieur au néolithique, bien que la différenciation de ces taxons soit probablement bien antérieure. Compte tenu des relations phylétiques entre taxons, le scénario le plus plausible est le suivant (fig. II-2) : l'Europe a été colonisée à partir des plaines d'Europe centrale par *Mus 2* originaire d'Asie et à partir du sud et/ou du sud-est par *Mus 1*, forme atlantique et méditerranéenne qui dérive de *M.m. brevisrostris*, forme méridionale de *M.m. domesticus*. Ces deux formes, *Mus 1* et *Mus 2*, seraient issues d'une espèce ancestrale du sud-est asiatique dont la

distribution aurait été fractionnée en deux aires disjointes lors de leur progression vers l'ouest (Orsini 1982). *Mus 3* est une souris sauvage (pas de commensalisme) qui a évolué en Afrique du Nord-Ouest et a secondairement colonisé l'Europe du Sud-Ouest. Quant à la super-espèce *Mus 4*, ses deux constituants se sont sans doute différenciés à la suite ou à la faveur des migrations à partir d'Asie selon deux axes de migration, l'un au sud, l'autre au nord de la mer Noire. Mais *Mus 4* dont la forme Nord présente d'intéressantes particularités biologiques puisqu'elle amasse des réserves de nourriture sous forme de tumuli, est certainement une espèce qui s'est différenciée depuis très longtemps de *Mus 2* avec laquelle il n'y a aucune hybridation. *Mus 1* et *Mus 2* ne sont donc pas les formes commensales d'une espèce dont *M. spicilegus* Nord serait la forme sauvage surtout que la divergence entre *Mus spicilegus* et *Mus 2* paraît remonter au moins à la fin du Pliocène (Vanlerberghe 1984).

L'hypothèse la plus vraisemblable, bien qu'actuellement impossible à vérifier, est donc celle d'une spéciation allopatrique dans des régions distinctes (Thaler 1983). L'extension rapide des souris en Europe et dans les îles méditerranéennes depuis le néolithique, a certainement été favorisée sinon indirectement conduite par l'homme dont les formes *Mus 1* et *Mus 2* sont commensales. La zone d'intergradation entre ces deux formes est certainement secondaire, récente et provoquée par l'homme.

## ÉTUDE DE CAS

De très nombreuses études traitent de l'histoire de la différenciation des faunes en s'appuyant sur cette démarche méthodologique. Certains auteurs se sont intéressés à un groupe zoologique particulier sur de vastes espaces, par exemple la famille des Parulidés (oiseaux) sur le continent nord-américain (Mengel 1964). D'autres se sont intéressés à la faune d'entités géographiques particulières, par exemple Vuilleumier et Simberloff (1980) sur les oiseaux des steppes d'altitude des páramos et de la puna des Hautes Andes et Hubbard (1973) sur les avifaunes des zones arides d'Amérique du Nord. D'autres enfin ont fait des synthèses encore plus vastes. C'est le cas du travail magistral de Keast (1961) sur l'avifaune d'Australie, celui de Moreau (1966a) sur les oiseaux d'Afrique ou encore les études de Mayr & Short (1970) sur ceux d'Amérique du Nord, de Simpson & Haffer (1978) sur l'ensemble des biotas du bassin Amazonien ou de Pregill & Olson (1981) sur les vertébrés des Antilles.

### Structure des faunes et spéciation dans le bassin amazonien

Le bassin de l'Amazonie est réputé être l'une des régions du monde où les richesses spécifiques végétales et animales sont les plus élevées qu'on puisse rencontrer. On a longtemps pensé que ces richesses sont dues à la longue, lente et régulière évolution des organismes dans des milieux stables, riches et productifs qui n'auraient jamais été perturbés par les vicissitudes climatiques du Pléistocène (Dobzhansky 1950, Fisher 1960, Pianka 1966, MacArthur 1972b). L'extrême spécialisation d'espèces se partageant l'espace écologique de façon d'autant plus subtile et



étroite que cet espace est riche et prévisible trouvait sa justification dans les idées sur les mécanismes de structuration des peuplements et de coexistence d'espèces affines, popularisées par Elton (1946) et formalisées en un corps de doctrine par l'école d'Hutchinson (cf. MacArthur 1972a, b).

Les études de biogéographie historique et de paléobiologie entreprises depuis une vingtaine d'années, remettent radicalement en cause cet archétype d'une diversification progressive des espèces dans des milieux stables pendant des millions d'années. On a découvert sur des groupes aussi variés que les oiseaux (Haffer 1969, 1977a, 1978, 1981, 1982), les lézards du genre *Anolis* (Vanzolini & Williams 1970), les amphibiens (Lynch 1979), les papillons du genre *Heliconius* (Brown *et al.* 1974, Brown 1976), les papillons du genre *Agrias* (Descimon 1976), certains végétaux (Prance 1973, 1978, Simpson 1971) l'existence au niveau périspécifique d'une importante variation géographique de taxons divers présentant des stades plus ou moins avancés de spéciation. On trouve en effet au sein de ces immenses territoires forestiers des limites d'aires de distribution, des zones de contact avec hybridation entre taxons allopatriques, des phénomènes de déplacement de caractères et de variation morphologique que les conditions écologiques actuelles ne permettent pas d'expliquer. Ces structures biosystématiques témoignent de phénomènes historiques, à savoir le contact secondaire de taxons qui furent entièrement isolés et qui se sont remis ultérieurement en contact par dispersion sans que l'isolement reproductif soit complètement atteint. Haffer a montré que les zones de contact et de chevauchement d'aires chez les oiseaux sont localisées en certaines régions qu'il a appelées zones de « suture faunique » entre lesquelles se trouvent des zones géographiques localisées et caractérisées par un taux d'endémisme particulièrement élevé. Il a ainsi identifié 6 principaux centres d'endémisme où quelque 150 espèces d'oiseaux sont étroitement confinées, le nombre d'endémiques diminuant au fur et à mesure qu'on s'en éloigne en direction des zones de suture faunique.

Le Toucan *Selenidera maculirostris* (Ramphastidae) est une super-espèce comprenant six semi-espèces (fig. II-3B). Ces six espèces sœurs s'hybrident quand elles entrent en contact et dérivent toutes d'un même ancêtre. Chaque taxon s'est différencié lorsque la population mère s'est trouvée scindée en isolats séparés par des barrières. Lorsque ces barrières ont disparu, ils se sont remis en contact mais leur isolement reproductif n'était pas complet puisqu'ils s'hybrident. Un autre exemple est celui de la structure du complexe du lézard *Anolis chrysolepis* qui comprend quatre taxons allopatriques (*A. chrysolepis*, *A. bombiceps*, *A. tropinogaster* et *A. meridionalis*). Vanzolini & Williams (1970) ont montré, comme l'avait fait Haffer pour les oiseaux, que les zones où ces taxons ne présentent pas de variation correspondent à des régions « nucléiques » où les populations furent stables sur de longues périodes, tandis que les régions de grande variation morphologique correspondent aux zones de contact secondaire de formes antérieurement isolées. Cette similitude des canevas de distribution pour plusieurs groupes animaux et végétaux (mêmes zones de variation, mêmes zones d'endémisme) suggère fortement que les mêmes causes ont produit les mêmes effets chez des groupes différents, renforçant ainsi l'hypothèse d'une spéciation récente et active à partir de zones géographiques particulières.

L'hypothèse proposée pour expliquer cette variation et les processus de spéciation est la suivante (Simpson & Haffer 1978) : lors des périodes interglaciaires chaudes et humides, la forêt couvrait comme aujourd'hui l'ensemble du bassin amazonien,

tandis que les phases sèches et fraîches provoquaient une fragmentation des blocs forestiers qui ne subsistaient plus qu'à l'état de refuges entre lesquels s'étendaient de vastes savanes impropres à la survie des espèces forestières. Ces refuges étaient situés en certaines régions où la topographie et le climat local autorisaient le maintien de la forêt (fig. II-3A). Le retrait des forêts provoquait une fragmentation des aires de distribution des espèces qui se trouvaient alors piégées sous forme d'isolats. Si cet isolement était assez long, les populations pouvaient acquérir une différenciation évolutive conduisant à l'apparition de formes endémiques. Lors de la reconquête du terrain par la forêt au cours des phases humides, les taxons se répandaient à nouveau et revenaient en contact. Ces zones de contact sont particulièrement intéressantes à étudier car du degré de différenciation atteint au cours des phases d'isolement, dépend le statut des taxons dans la hiérarchie périspécifique : si la spéciation est parfaitement achevée, les deux taxons sont reproductivement isolés et peuvent vivre en sympatrie. Dans le cas contraire, il y a des zones d'hybridation plus ou moins importantes, tous les cas de figure pouvant être réalisés entre la conspécificité totale et le statut d'allo-espèces. La localisation de ces zones de contact et l'analyse des processus de variation qui les caractérisent permettent par inférence de reconstituer la géographie (mais non pas la chronologie précise) des processus de diversification des faunes au cours du Pléistocène.

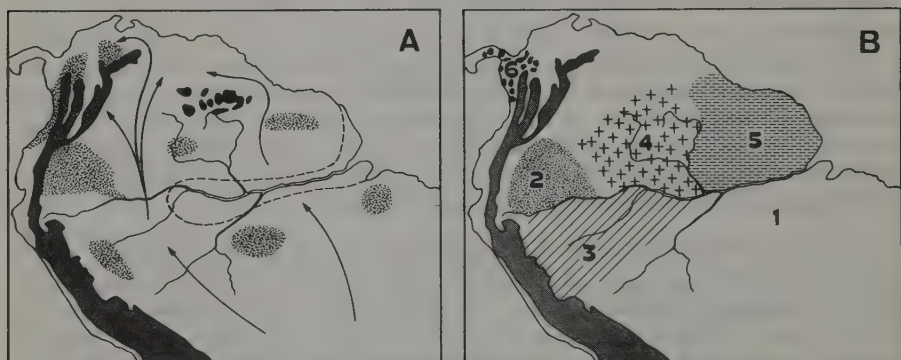


FIG. II-3. — A, emplacement présumé de refuges forestiers (plages pointillées) dans le bassin de l'Amazone pendant les phases sèches du Pléistocène. La ligne en tireté indique l'emplacement d'une transgression marine interglaciaire ; les altitudes supérieures à 1 000 m sont représentées en noir. Les flèches indiquent les voies de colonisation d'oiseaux de savane. B, distribution de six semi-espèces de la super-espèce *Selenidera maculirostris* (Aves, Ramphastidés) dans le bassin amazonien. 1. = *S. maculirostris*, 2 = *S. reinwardtii*, 3 = *S. langsdorffii*, 4 = *S. nattereri*, 5 = *S. culik*, 6 = *S. spectabilis*. Noter la coïncidence entre les aires de distribution de ces taxons et l'emplacement des refuges forestiers (d'après HAFFER 1969 et SIMPSON & HAFFER 1978).

Proposés par l'analyse de la structure des faunes actuelles, l'existence et l'emplacement des refuges bioclimatiquement stables pendant tout le Pléistocène sont-ils confirmés ou tout au moins rendus plausibles par l'analyse historique des paléoenvironnements ? Les données paléoclimatiques, paléobotaniques (van der Hammen 1974) et l'étude des systèmes paléogéomorphologiques (Tricart 1974, 1975) révèlent qu'au cours du Pléistocène il y eut effectivement des alternances de phases semi-arides et de phases humides qui rendent plausible le modèle proposé par les biosystématiciens travaillant sur les faunes modernes. Ce modèle biologique de

diversification qui repose sur la théorie des refuges suppose la réalité d'une dispersion des espèces suivie d'isolements géographiques propices à la spéciation. C'est la seule façon d'expliquer l'éclatement d'une espèce en plusieurs taxons qui en dérivent, comme l'illustre le cas du Toucan représenté sur la figure II-3B. L'alternance de plusieurs phases climatiques sèches et humides au cours du Pléistocène est considérée dans cette théorie comme le mécanisme causal des diversités actuelles comme ce fut le cas pour les avifaunes des Hautes Andes. A noter cependant que si la réalité de pulsations climatiques au cours du Pléistocène est maintenant solidement établie, la présence de refuges ayant agi comme matrices de spéciation et surtout leur emplacement géographique exact ne sont qu'hypothétiques et seulement inférés à partir des études de la structure des faunes actuelles. Cette présence et cet emplacement ne sont pas démontrés, les preuves palynologiques manquant encore. Pour cette raison et parce qu'il y a des exceptions au modèle proposé, la théorie a été largement discutée au cours d'un débat contradictoire (Prance 1982). Récemment elle a été mise en doute, quoique non réfutée, par Endler (1982) puis par Beven *et al.* (1984). Elle est par contre sévèrement contestée dans le principe même des processus de spéciation par les antidispersalistes, notamment par Croizat (1964) et Croizat *et al.* (1974), qui rejettent la notion de « centres de dispersion » et opposent au principe de dispersion préalable à la différenciation l'hypothèse de spéciation par vicariance, cette hypothèse stipulant que la dispersion suit la spéciation mais ne la précède pas (cf. Chap. I).

#### **Origine, mise en place et développement des avifaunes dans le bassin méditerranéen**

##### **Diversité et caractères biogéographiques des avifaunes**

S'appuyant sur trois continents, l'Europe, l'Asie et l'Afrique, la région méditerranéenne présente une multitude de climats, de discontinuités géographiques, de péninsules, d'îles et de montagnes dont les répercussions sur les flores et sur les faunes sont considérables. La diversité floristique est remarquable : plus de 15 000 espèces de phanérogames dont beaucoup sont spécifiques à la région puisque 80 % des endémiques paléarctiques sont méditerranéennes (Quézel 1982). Alors que les forêts décidues du biome tempéré comptent une trentaine d'espèces dominantes, il y en a plus de cent dans l'aire méditerranéenne : trois espèces de Cèdres, huit de Sapins, une quinzaine d'espèces de Pins, une dizaine d'espèces de Chênes caducifoliés et cinq de Chênes sclérophylles (Le Houérou 1980). Sur les quelque trois millions de km<sup>2</sup> que couvre l'aire méditerranéenne, 1 580 000 km<sup>2</sup> sont forestiers ou potentiellement forestiers, soit à peu près la moitié du territoire. L'autre moitié est couverte de formations steppiques, notamment en Méditerranée orientale, de pelouses et de zones humides parmi lesquelles le milieu saumâtre lagunaire occupe une position très particulière en raison de l'originalité de ses peuplements.

En écho à cette diversité bioclimatique, géographique et de végétation, la diversité des avifaunes est non moins remarquable puisque sur cet ensemble de 3 millions de km<sup>2</sup>, on trouve 335 espèces d'oiseaux nicheurs (Blondel 1982, 1985b), nombre à comparer aux 419 espèces d'oiseaux nicheurs sur la totalité de l'Europe qui couvre 10 millions de km<sup>2</sup> (Voous 1960). La plupart de ces 335 espèces peuvent être rangées dans l'une ou l'autre des quatre grandes catégories suivantes :

1) les oiseaux forestiers (74 espèces = 22 %) dont la grande majorité appartient aux faunes eurasiennes boréales,



2) les oiseaux des steppes (92 espèces = 27 %) qui, pour la plupart, ont évolué dans les marges de la région méditerranéenne, notamment dans l'immense ceinture semi-aride qui, des rivages de l'Atlantique aux steppes d'Asie centrale, a séparé le monde Paléarctique du monde Afrotropical dans le passé duquel sont connus les prédécesseurs assez immédiats des organismes actuels,

3) les oiseaux des garrigues, maquis et matorrals (43 espèces = 13 %) dont l'origine biogéographique se situe dans le Bassin méditerranéen,

4) les oiseaux d'eau qui se divisent en trois groupes : oiseaux de mer, oiseaux du milieu lagunaire (9 %) et oiseaux d'eau douce (20 %), ces derniers étant, comme les oiseaux forestiers, d'origine eurasiennne.

Bien que l'aire méditerranéenne soit reconnue depuis longtemps comme une entité biogéographique ayant des flores et des faunes spécifiques (Stegmann 1938, Darlington 1957, Voous 1960, Udvardy 1969), il est surprenant à première vue que les espèces des garrigues et matorrals représentent une si faible partie des faunes, 13 % tout au plus, alors que ce type de paysage, répandu aujourd'hui sur des millions d'hectares, est réputé caractéristique des régions méditerranéennes, comme le prouvent les multiples noms locaux qui le désignent (maquis, garrigue, matorral, phrygana, etc.). Il faut se rendre à cette évidence : très peu d'espèces d'oiseaux ont fait leur spéciation dans la région et cette faunule méditerranéenne se surajoute ou s'intercale (ce qui est vrai d'un point de vue écologique) entre les faunes boréales sylvatiques et les faunes d'origine semi-aride. On verra que la cause de la faible spéciation dans les matorrals provient de ce que la grande extension de ces milieux ne s'est produite qu'à une époque très récente (2 500 BP)<sup>1</sup>.

De fait, les avifaunes des quelques lambeaux de forêt méditerranéenne qui subsistent çà et là ressemblent étrangement dans leur composition à celles des forêts d'Europe moyenne, y compris celles des îles comme la Corse. Ces ressemblances apparaissent sur la fig. II-4 où sont indiqués les niveaux de similitude entre peuplements de huit « vieilles forêts » dont trois (1, 2, 3 sur la fig.) appartiennent au biome décidu et comptent respectivement 29, 33 et 27 espèces, trois appartiennent au biome méditerranéen continental (4, 5, 6 ayant respectivement, 34, 22 et 20 espèces) et deux se trouvent en Corse (7, 8 ayant respectivement 17 et 21 espèces). En tout, 52 espèces ont été recensées pour tout cet ensemble, nombre modeste qui implique un large chevauchement des listes. Par ailleurs, à huit exceptions près, toutes ces espèces habitent aussi la grande forêt primaire de Bialowieza en Europe centrale (Tomialojc *et al.* 1984 cf. Chap. IV). On retrouve donc dans les forêts d'Europe, où qu'elles se trouvent, la même avifaune qui est remarquablement homogène sur ces immenses territoires. Les nuances qui permettent d'individualiser trois sous-ensembles sur la figure II-4 (France moyenne, Provence, Corse) ne sont pas dues à l'influence d'espèces particulières à certaines régions, mais à un appauvrissement du nombre d'espèces en région méditerranéenne. Déjà sensible en Provence, cet appauvrissement s'accroît en Corse du fait de l'insularité, notamment dans la vieille futaie de Chênes verts. Cet appauvrissement s'inscrit dans un phénomène biogéographique très général qui est celui de la diminution des richesses à la périphérie des continents. Ce phénomène dont il sera parlé au Chap. V à propos de l'effet de péninsule, a été évoqué par Simpson (1964) et Cook (1969) à

1. BP = « Before Present », l'année de référence étant par convention 1950.

propos respectivement des mammifères et des oiseaux d'Amérique du Nord. L'aire méditerranéenne est une extrémité péninsulaire de l'immense continent eurasien et l'amointrissement des richesses, à superficie égale, dans un même type de biotope qu'est par exemple une forêt mature de Chênes, peut être jalonné par ces chiffres : 17 espèces en Corse, 22 en Provence (Ferry & Frochot 1970) et 42 dans la forêt de Bialowieza (Tomialojc *et al.* 1984). Bref, les avifaunes forestières méditerranéennes sont un échantillon appauvri mais non différent, biogéographiquement parlant, de celles du reste de l'Europe.

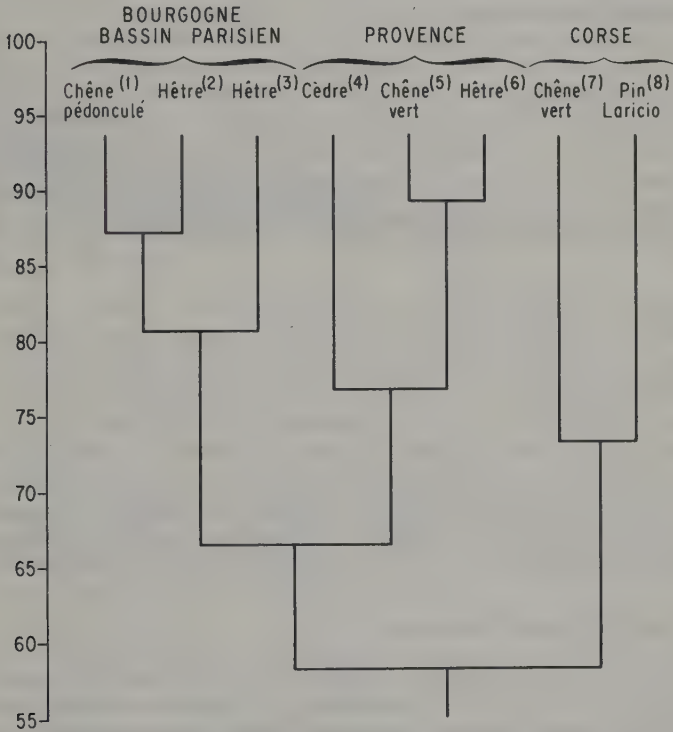


FIG. II-4. — Niveaux de similitude (calculés par l'indice de diversité bêta, cf. BLONDEL 1979) entre huit peuplements d'oiseaux forestiers (d'après 1 = FERRY & FROCHOT 1970, 2 = FERRY 1974, 3 = SPITZ & LE LOUARN 1978, 4 à 8 = BLONDEL 1979 et inédit), cf. texte.

Une autre façon d'aborder le problème de la composition biogéographique des avifaunes est d'analyser l'évolution de leur composition taxinomique le long de successions écologiques comme celles qui furent étudiées par Blondel (1979, 1981) et par Prodon & Lebreton (1981). Ces études révèlent que plus la végétation se structure, devient plus complexe et se rapproche d'un stade de maturité forestière, moins la représentation des espèces méditerranéennes est élevée et plus les peuplements sont composés d'espèces d'origine boréale (fig. II-5) au point que dans les vieilles forêts de Chêne vert, en plein cœur de l'aire méditerranéenne, on ne trouve plus que les oiseaux abondants partout dans les forêts du Bassin parisien. Dans le premier stade qui est une pelouse, le peuplement est composé d'Alouettes, Pipits, Bruants qui seront ensuite remplacés par la guildes des espèces de buissons, notam-

ment le groupe des Fauvettes méditerranéennes qui s'épanouit dans les milieux de garrigue. Lorsque le milieu se ferme pour devenir franchement forestier, ces espèces disparaissent à leur tour et laissent la place à l'avifaune forestière médioeuropéenne. Il y a là un paradoxe : comment se fait-il que dans les vieilles forêts non perturbées par l'homme, il n'y ait plus aucune espèce méditerranéenne ? Ni la biologie, ni l'écologie actuelles ne permettent de le lever. Pour comprendre et interpréter ce phénomène, il faut se référer au passé et étudier l'histoire des processus de spéciation et de mise en place des avifaunes en liaison avec l'histoire des milieux.

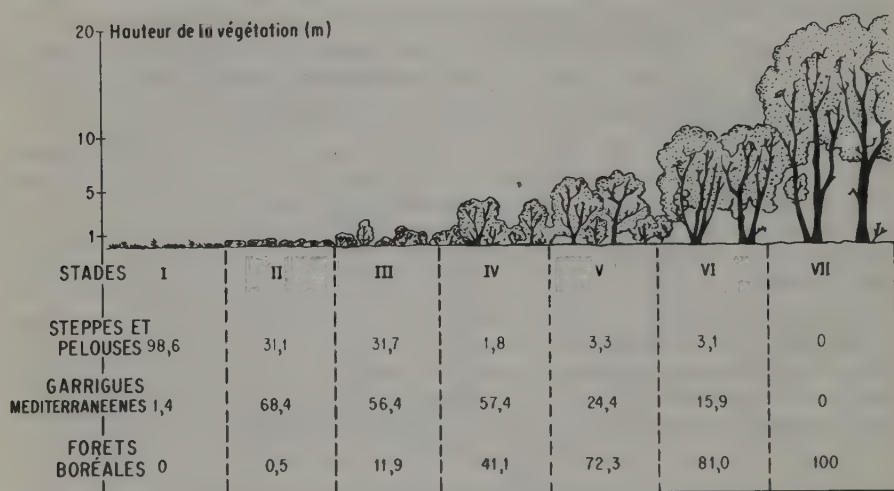


FIG. II-5. — Évolution de la composition biogéographique des peuplements d'oiseaux le long de deux successions écologiques en Provence et en Corse. Les nombres correspondent aux proportions de l'avifaune ayant évolué respectivement dans les trois types de milieux indiqués (BLONDEL 1979).

### Spéciation dans l'aire méditerranéenne

Pourquoi y a-t-il si peu d'oiseaux authentiquement méditerranéens alors que la différenciation des flores a été si importante et s'explique « par la puissance de l'endémisme au niveau de certaines zones privilégiées et géographiquement stables » (Pons & Quézel 1980) ; « la région méditerranéenne a fonctionné comme matrice de nombreux taxons, du cytotype à la famille » (Favarger & Kupfer 1980). Rien de tel chez les oiseaux puisque 13 % seulement de l'avifaune a évolué dans la région. Il faut dire qu'une part non négligeable de la diversité des flores méditerranéennes est imputable au fait que la vitesse d'évolution des végétaux est moindre que celle de beaucoup d'animaux, ce qui permet d'identifier des espèces actuelles sur plus de 10 MA, au moins pour les ligneux, de sorte qu'une bonne part de l'histoire de cette différenciation est tertiaire (Pons *in litt.*). S'ajoute aussi le fait que les processus de spéciation chez les végétaux ne se font pas aux mêmes échelles de l'espace et que la polyploïdie est un mécanisme actif de spéciation propre aux végétaux. La plupart des espèces actuelles d'oiseaux en revanche ne sont pas antérieures au Pléistocène (Brodkorb 1971). Les quelques groupes authentiquement méditerranéens sont les Fauvettes du genre *Sylvia*, plusieurs *Alectoris*, certains *Monticola*, plusieurs *Sitta*, la Rubiette de Moussier *Diplootocus moussieri*, endémique d'Afrique du Nord, et quelques autres.



Bien que curieusement, aucune synthèse sur l'histoire de la spéciation des avifaunes n'ait encore été faite à l'échelle de l'Europe, quelques exemples permettront de proposer un scénario de la diversification et de la mise en place des faunes modernes en relation avec les événements historiques du Pléistocène.

### *Le Traquet oreillard et le Traquet Pie*

La Méditerranée orientale notamment a été le théâtre de processus récents de spéciation. On trouve en Iran septentrional plusieurs groupes de sous-espèces, de semi-espèces ou d'allo-espèces composées d'un taxon occidental (Européen ou Méditerranéen) et d'un taxon oriental (Asiatique), ces taxons présentant souvent une zone d'hybridation quand ils entrent en contact (Meise 1975, Haffer 1977b, Vuilleumier 1977a). Haffer ne cite pas moins de 20 cas d'espèces qui se remplacent géographiquement en Iran et dont le statut dans la zone de contact est encore mal connu. Il existe par exemple des cas d'hybridation interspécifique entre *Emberiza melanocephala* et *E. bruniceps* (Paludan 1940) et l'exemple classique, repris partout dans la littérature, de déplacement de caractère entre *Sitta neumayer* et *S. tephronota* qui s'hybrident en Iran du Sud-Ouest a été décrit par Vaurie (1950, 1951) et largement discuté par Grant (1975).

Le Traquet oreillard (*Oenanthe hispanica*) et le Traquet Pie (*Oenanthe pleschanka*) sont des oiseaux bigarrés noir, jaune et blanc considérés comme appartenant à une super-espèce par Voous (1960). *Oe. hispanica* habite l'aire méditerranéenne et compte trois sous-espèces présentant un cline de pigmentation croissante d'ouest en est, tandis que *Oe. pleschanka* habite le Moyen-Orient, les steppes d'Asie et l'île de Chypre ; il compte deux sous-espèces (fig. II-6). Les deux espèces sont dimorphes sur toute leur aire (sauf *pleschanka* à Chypre), certains individus ayant la gorge noire, d'autres la gorge blanche, ce qui complique encore l'analyse de ce complexe. Les deux espèces sont en contact en Bulgarie orientale, Transcaucasie, Iran du Nord et sur les rivages orientaux de la Caspienne où elles s'hybrident plus ou moins largement (Voous 1960, Streseman *et al.* 1967). Dans les monts Elburz où les deux espèces sont en contact, Haffer (1977b) a trouvé de nombreux phénotypes intermédiaires mais la proportion de phénotypes parentaux purs est trop élevée pour qu'on puisse considérer les deux taxons comme conspécifiques. L'analyse des plumages hybrides dans la zone de contact à partir des critères de répartition et d'intensité des plages colorées, permet de définir un indice d'hybridation (cf. Short 1965) pouvant présenter toutes sortes d'intermédiaires entre les phénotypes *hispanica* purs et les phénotypes *pleschanka* purs que l'on rencontre toujours en allopatrie et en proportions variables (en moyenne 35 %) dans la zone d'hybridation. Haffer considère le dimorphisme de la couleur de la gorge dans l'aire de distribution de chaque espèce comme un caractère introgressif de l'autre partenaire de la super-espèce : introgression vers l'ouest de la gorge noire de *pleschanka* ce qui donne la forme *stapazina* d'*Oe. hispanica* et introgression vers l'est de la gorge blanche d'*hispanica* dans l'aire de *pleschanka*, ce qui donne la forme *vittata* d'*Oe. pleschanka* (fig. II-6). D'où l'explication des clines de pigmentation : les morphes à gorge noire d'*hispanica* représentent 52 % des individus en Afrique du Nord, 65 % en Turquie, 74 % en Transcaucasie et 80 % en Iran. Par contre, la forme *vittata* d'*Oe. pleschanka* est beaucoup plus rare : 1 à 2 % sur l'ensemble de l'aire de distribution et jusqu'à 10 % dans la zone de contact.

Longtemps interprété en termes de polymorphisme balancé ayant une valeur

adaptative (Selander 1971, Dorst 1974), le dimorphisme de ces Traquets est plus probablement explicable par l'hybridation des deux espèces et l'histoire de leur spéciation en relation avec les changements du climat au cours du Pléistocène et de l'Holocène (Moreau 1954, 1955, Haffer 1977b). Le mécanisme le plus probable de la diversification de ces deux taxons jadis considérés comme conspécifiques a été proposé par Haffer sur la base des reconstitutions paléoécologiques de van Zeist (1967) et de Wright (1976). Pendant les périodes glaciaires à climat sec et froid, les populations de plaine et de steppes boisées ne purent survivre dans les monts Elburz et Zagros. Elles furent probablement scindées en deux sous-populations, chacune occupant l'un des deux types de refuges glaciaires reconnus par le modèle de Beug (1975), l'un à l'est à moyenne altitude le long des montagnes d'Asie, l'autre à l'ouest à basse altitude, en Turquie et au Liban. Au cours de cet isolement, une différenciation morphogénétique eut lieu. A partir de 13 000 BP, l'adoucissement progressif du climat favorisa la réexpansion des populations antérieurement isolées qui revinrent en contact, mais la différenciation ne fut pas suffisante pour que l'isolement reproductif soit total, d'où l'hybridation partielle dans l'actuelle zone de contact entre ces deux taxons qui doivent être considérés comme des semi-espèces.

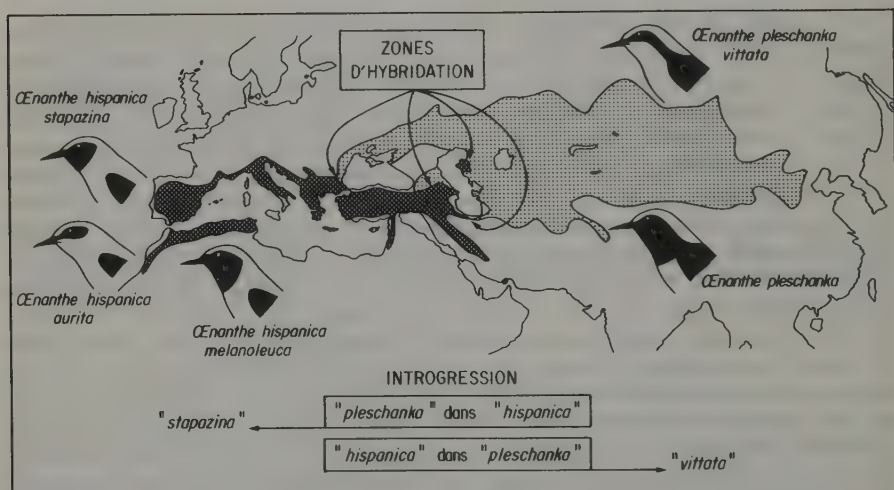


FIG. II-6. — Répartition géographique de deux semi-espèces de Traquets, *Oenanthe hispanica* (aire occidentale) et *Oenanthe pleschanka* (aire orientale). Les deux taxons s'hybrident quand ils sont en contact et il y a introgression des caractères de l'un dans l'autre et vice versa à partir de la zone d'hybridation (d'après Haffer 1977).

### Les Perdrix du genre *Alectoris*

Un autre cas de spéciation imparfaite ou à peine achevée est celui des Perdrix du genre *Alectoris*, oiseaux qui habitent les biotopes ouverts, secs et plus ou moins rocaillieux dont la végétation est clairsemée. Ce genre Paléarctique comprend huit espèces dont quatre, *Alectoris rufa*, *A. graeca*, *A. chukar* et *A. barbara* sont répandues dans l'aire méditerranéenne (fig. II-7). Les quatre autres, dont le statut taxinomique est d'ailleurs imprécis, se trouvent en Arabie et en Asie. La fig. II-7 montre

que dans l'aire méditerranéenne, ces quatre Perdrix sont allopatriques et que les quatre plus grandes îles ont chacune une seule espèce, chaque fois différente de celle des autres : *A. rufa* en Corse, *A. barbara* en Sardaigne, *A. graeca* en Sicile et *A. chukar* en Crète (et dans toutes les îles de la mer Égée, Watson 1962). De plus, ces espèces sont très polytypiques et Vaurie (1965) reconnaît trois sous-espèces pour *A. graeca*, 14 pour *A. chukar*, 4 pour *A. barbara* et 3 pour *A. rufa* (fig. II-7). Du point de vue de la spéciation et de l'histoire du genre, il est évidemment fort intéressant de savoir ce qui se passe quand ces taxons entrent en contact, ce qui est le cas pour *rufa-graeca* et *graeca-chukar*. *A. graeca* et *A. chukar*, traitées comme conspécifiques par certains auteurs mais reconnues comme espèces par Vaurie (1965), présentent une zone d'hybridation en Bulgarie et en Thrace (Petrov *et al.* 1969, Dragoev 1974) bien que les modalités de cette hybridation n'aient jamais été décrites. Pour ce qui est de la paire *A. graeca-A. rufa*, une hybridation naturelle vient d'être démontrée et documentée dans les Alpes maritimes par Bernard-Laurent (1984) qui fit une diagnose précise, sur un échantillon de 31 individus, de 10 caractères phénotypiques et de caractères écologiques. Un indice d'hybridation établi à partir de ces caractères a permis d'identifier 10 individus comme *graeca* purs, un comme *rufa* pur et 20 comme hybrides. Dans la zone d'hybridation 64 % des individus sont hybrides, eux-mêmes fertiles (Bernard-Laurent *in litt.*) mais la proportion élevée de phénotypes purs de *graeca* indique qu'il s'agit d'une zone de contact secondaire. Comme dans le cas des Traquets, l'existence de cette zone d'hybridation implique un isolement antérieur au cours duquel les deux taxons se sont différenciés. Là encore, la cause la plus probable de cette divergence est à rechercher dans les événements climatiques du Pléistocène. Un taxon ancien, très proche de *graeca*, a été trouvé dans le Pléistocène moyen et supérieur d'Europe occidentale par Mourer-Chauviré (1975) tandis que des fossiles attribuables à *A. rufa* n'apparaissent que beaucoup plus tard à l'Holocène. Il est donc probable que l'aire de répartition d'une ancienne espèce d'*A. graeca* s'est trouvée scindée en plusieurs aires disjointes sur des périodes assez longues pour qu'une différenciation soit apparue et ait donné naissance aux trois semi-espèces que sont aujourd'hui *A. graeca*, *A. rufa* et *A. chukar*, l'ensemble formant une super-espèce. En revanche, la présence simultanée en Europe d'*A. graeca* et d'*A. barbara* au Pléistocène moyen (Mourer-Chauviré 1975) suggère que *barbara* est un taxon très ancien contemporain de *graeca*. Ces deux formes n'étant nulle part en contact il est impossible de statuer sur le niveau de leur isolement reproductif. Quant à la distribution actuelle des Perdrix sur les grandes îles, la présence d'une seule espèce sur chacune est-elle due à une exclusion compétitive ou à des introductions et transplantations d'origine humaine ? Le Pléistocène n'a livré ni *Perdix* ni *Alectoris* en Corse où l'avifaune fossile de Macinaggio (Würm ancien et moyen) ne comprend que la Caille *Coturnix coturnix* alors que les gisements contemporains du continent renferment toujours d'autres Galliformes : Phasianidés et/ou Tétrionidés. Il en va de même aux Baléares (Majorque, Minorque, Ibiza) où les faunes Pléistocènes ne contiennent jamais d'*Alectoris*, la Perdrix rouge *A. rufa* n'y apparaissant que dans les niveaux récents, ce qui correspond probablement à une introduction par l'homme (Mourer-Chauviré *in litt.*). Les introductions, déplacements et élevages d'animaux dans le monde méditerranéen ont lieu depuis au moins 9 000 ans comme l'a démontré Vigne (1983) à propos des mammifères de Corse (chap. V) et Thibault (1983) nous rappelle qu'*A. graeca*, *A. chukar* et peut être même *A. barbara* ont été introduites sans succès en Corse. Tous ces éléments portent à croire que la colonisation des îles méditerranéennes par les Perdrix a été le fait de l'homme, au moins en Méditer-



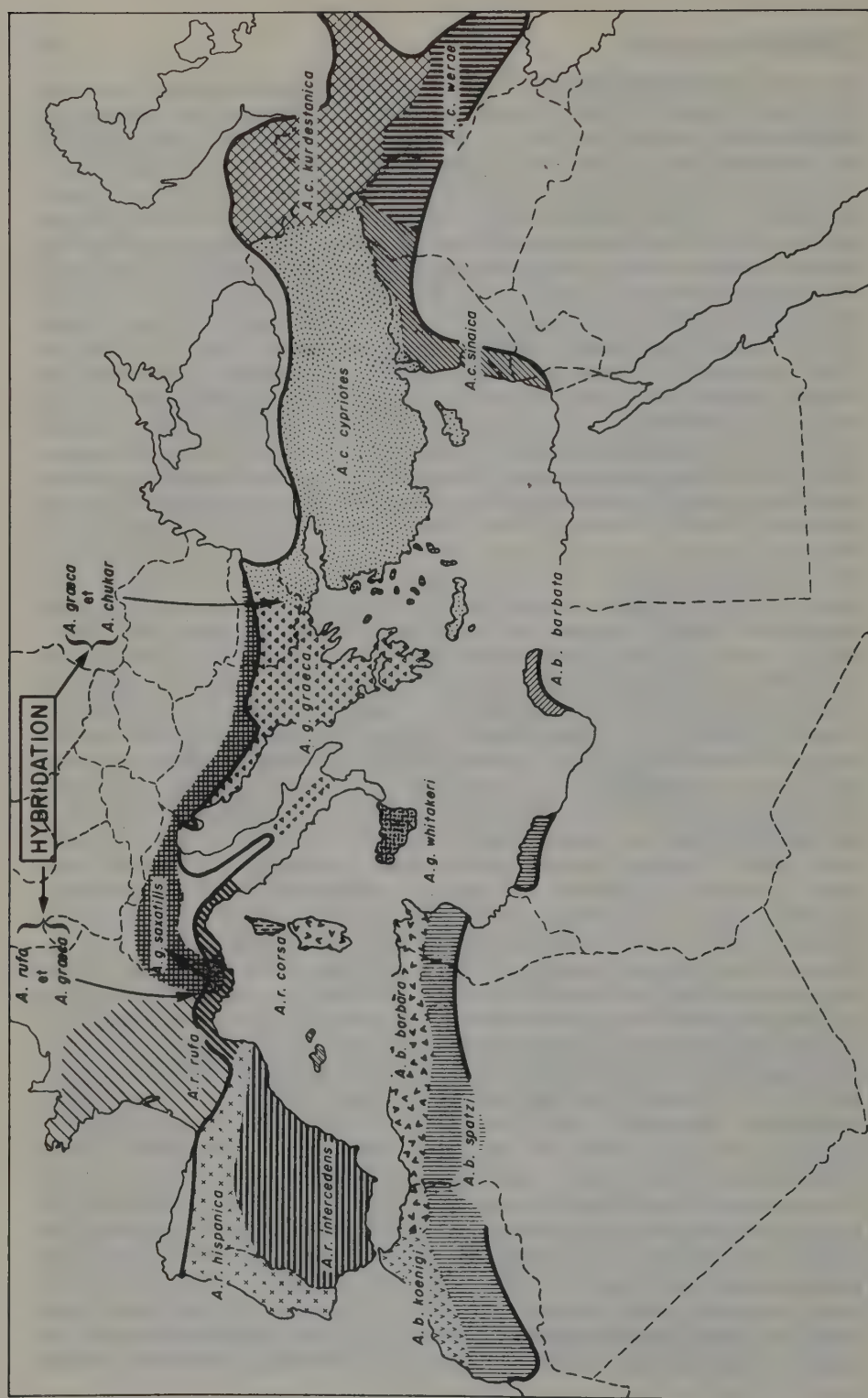


FIG. 11-7. — Répartition géographique et zones d'hybridation des Perdrix méditerranéennes du genre *Alectoris*. Notez le polytypisme élevé de ces espèces (modifié d'après BLONDEL 1982).  
*A.r.* = *Alectoris rufa* ; *A.g.* = *A. graeca* ; *A.c.* = *A. chukar* ; *A.b.* = *A. barbata*.

ranée occidentale, et que plusieurs espèces ont été introduites à des époques variées sur chaque île. Le canevas actuel de distribution de ces oiseaux, qui se calque sur celui que l'on observe sur le continent en ce sens que les espèces sont allopatriques et s'excluent mutuellement, suggère fortement que des interactions compétitives s'opposent à la colonisation de plusieurs espèces malgré les efforts déployés par l'homme pour les faire coexister. Cet exemple qui porte sur des espèces gibier démontre s'il en était besoin le non sens biologique et le gaspillage que représentent ces introductions réalisées sans analyse biologique préalable.

### Les Fauvettes du genre *Sylvia*

Le genre *Sylvia* comprend 19 espèces répandues dans l'Ancien Monde mais surtout dans la région Paléarctique. Dix d'entre elles sont exclusivement méditerranéennes (*Sylvia hortensis*, *S. mystacea*, *S. melanocephala*, *S. rüppelli*, *S. melanothorax*, *S. deserticola*, *S. cantillans*, *S. conspicillata*, *S. sarda* et *S. undata*) et une, *S. nana*, habite les déserts paléarctiques d'Asie et d'Afrique (fig. II-8). Les limites de distribution de ces Fauvettes ne débordent pratiquement pas les frontières de la région méditerranéenne, sauf celles de *S. undata* qui remontent en France Atlantique et jusqu'en Angleterre. Deux espèces sont endémiques insulaires, la Fauvette sarda *S. sarda* dans les grandes îles de la Méditerranée occidentale et leurs satellites, et la Fauvette de Chypre *S. melanothorax* endémique sur cette île. La carte des iso-richesses (= nombre d'espèces sympatriques) montre qu'un foyer d'endémisme particulièrement actif qu'avait déjà remarqué Cova (1965) existe en Méditerranée occidentale où 5 espèces sont sympatriques sur la péninsule ibérique, la péninsule ligure, l'Afrique du Nord, la plupart des grandes îles et même la petite île d'Elbe (fig. II-9). Contrairement à ce qui se passe chez la plupart des autres familles (cf. Chap. V), il n'y a pas d'appauvrissement insulaire chez cette guild. L'isolement écologique de ces Fauvettes se fait en fonction de la hauteur de la végétation (fig. II-10) et même quand les espèces sont syntopiques, il n'y a aucune trace de compétition interspécifique entre paires ou triplets d'espèces (Zbinden & Blondel 1981, Blondel 1985b). En Corse par exemple, on peut trouver cinq espèces ensemble dans le même biotope et même des espèces aussi proches que *S. sarda* et *S. undata* coexistent sans présenter de symptômes de compétition ou d'exclusion. Toutefois, le cas des Baléares est particulier : *S. cantillans* est absente de l'archipel et Muntaner (1980) signale l'exclusion de *S. sarda* par *S. undata* à Minorque. Comme *S. undata* est absente de Majorque, on ne trouve que deux espèces sur chaque grande île : *S. sarda* et *S. melanocephala* à Majorque et à Ibiza et *S. undata* et *S. melanocephala* à Minorque. Les affinités taxinomiques étroites entre ces espèces qui ont toutes atteint le stade de « bonnes espèces », aucun cas d'hybridation n'ayant à ma connaissance jamais été signalé, et la structure de leurs aires de distribution laissent supposer qu'il s'agit, comme dans le cas des biotas du bassin amazonien, d'une radiation Pléistocène. Celle-ci aurait eu lieu à la faveur des isolements géographiques répétés de populations qui furent fragmentées lors des modifications de paysages végétaux pendant les périodes glaciaires et interglaciaires. La géographie de la région est particulièrement propice à de tels isolements qui ont pu piéger des populations locales ayant eu le temps de se différencier avant d'entrer à nouveau en contact par dispersion. Le principal foyer de spéciation de ces Fauvettes se situerait donc dans le bassin méditerranéen occidental où le taux d'endémisme est particulièrement élevé. A noter dans ce cas que l'absence d'hybridation rend difficile la reconstitution des étapes de la spéciation sur les critères taxinomiques habituels.

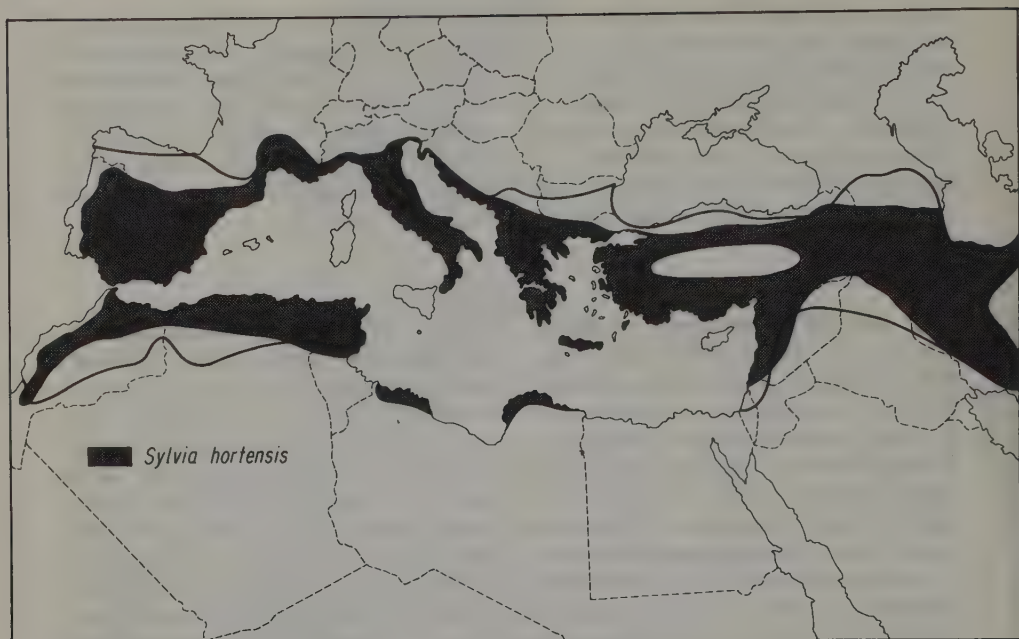
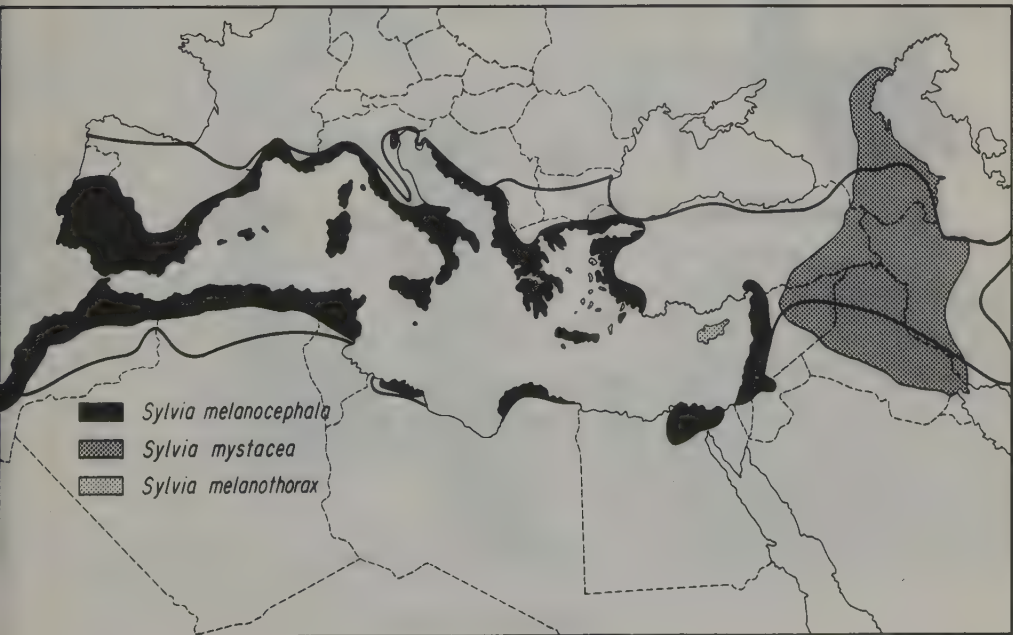
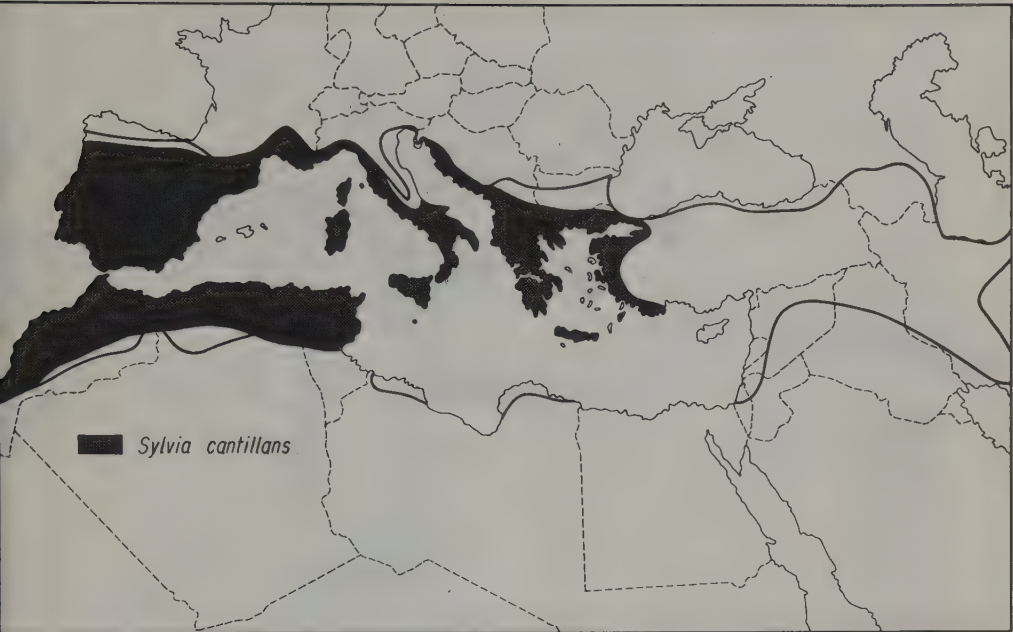


FIG. II-8. — Distribution géographique des Fauvettes méditerranéennes du genre *Sylvia*. (Voir aussi p. 54).





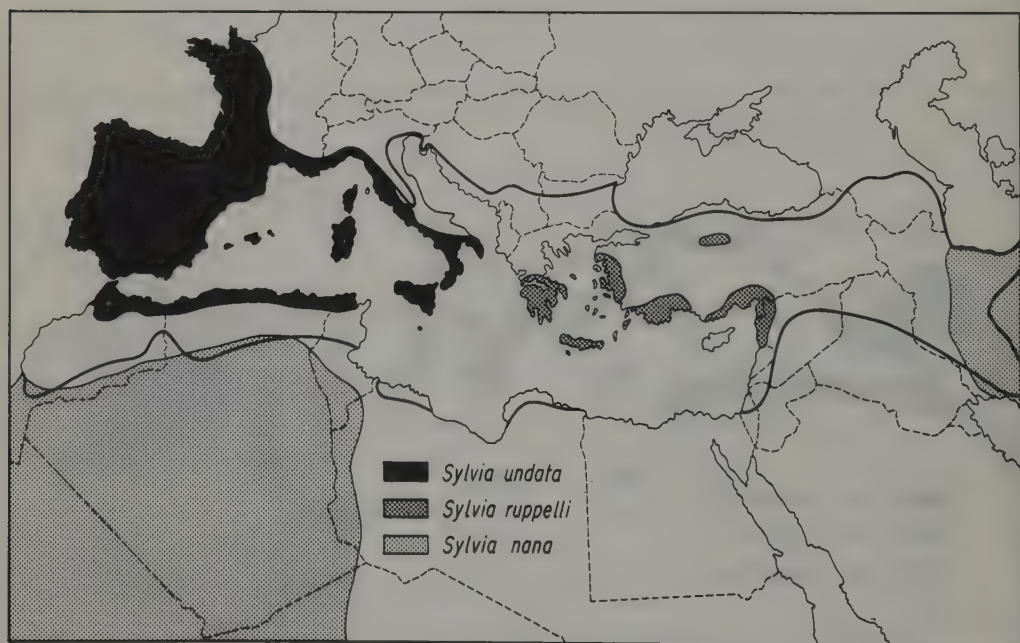
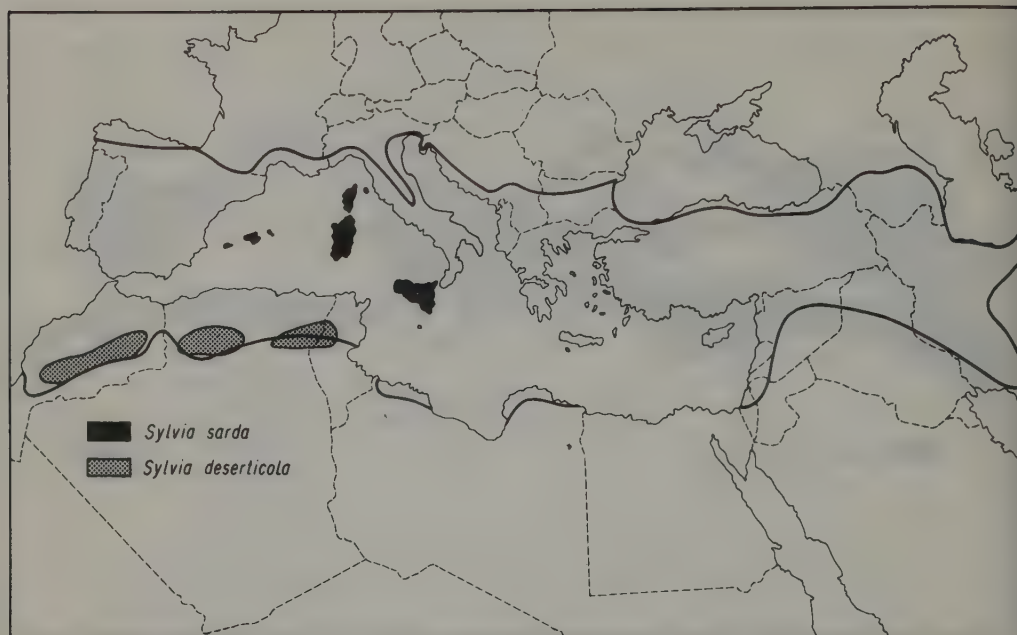


FIG. II-8. — Suite.

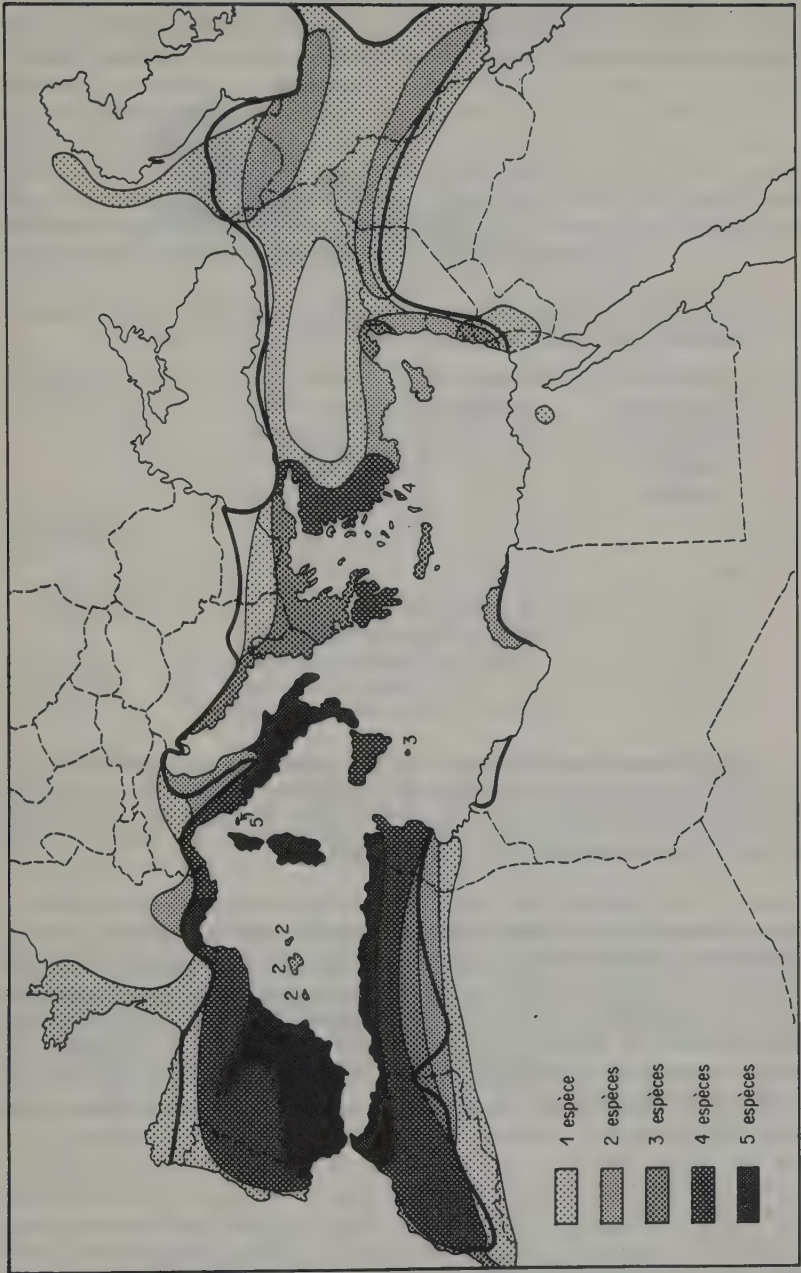


FIG. 11-9. — Carte des isorichesses (= nombre d'espèces sympatriques) des Fauvettes du genre *Sylvia* dans le bassin méditerranéen. Un foyer d'endémisme élevé existe en Méditerranée occidentale ; il correspond probablement à l'emplacement de processus successifs de spéciation.



L'analyse biochimique des distances génétiques entre espèces, et notamment les techniques d'hybridation d'ADN et d'analyse comparée de l'ADN mitochondrial, permettraient sans doute d'y voir plus clair dans la phylogénie de ce groupe-espèces, le développement récent de ces techniques dans les études de spéciation étant très prometteur (Frelin & Vuilleumier 1979, Barrowclough 1983, Sibley & Ahlquist 1983).

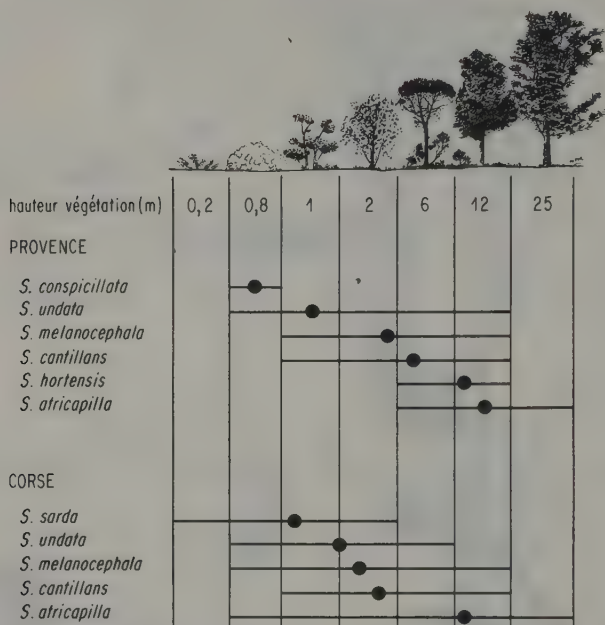


FIG. II-10. — Répartition écologique des espèces du genre *Sylvia* le long de gradients de biotopes caractérisés par une hauteur croissante de la végétation. Les points correspondent aux barycentres des distributions. Bien que chaque espèce ait un optimum distinct de celui des autres, il y a un large chevauchement entre elles et cinq espèces peuvent coexister dans le même biotope (BLONDEL 1985b et inédit).

Bien que les Fauvettes soient l'exemple le plus spectaculaire de radiation adaptative dans les milieux méditerranéens, il en existe d'autres, par exemple celui des Sittelles forestières. Trois espèces endémiques étroitement apparentées mais totalement allopatriques se rencontrent dans la région : *Sitta whiteheadi* dans les formations de Pins laricio de Corse, *S. kruperi* dans celles de *Pinus brutia* de Turquie et *S. ledanti* dans les formations endémiques d'*Abies numidica* en Algérie. On a ici un exemple particulièrement intéressant de spéciation parallèle entre essences forestières et animaux qui leur sont liés.

\*

\* \*

Au regard du nombre total d'espèces nichant dans l'aire méditerranéenne, cette spéciation concerne somme toute une très petite fraction de l'avifaune. Par contre, la variation au niveau périspécifique est très élevée. Le nombre moyen de sous-

espèces par espèce, calculé d'après les révisions systématiques de Vaurie (1959-1965) pour 331 espèces nichant dans l'aire méditerranéenne, est de 5,4 à l'échelle de leur répartition mondiale. Ce chiffre passe à 2,3 sous-espèces par espèce si l'on ne considère que la région Paléarctique et à 2,0 pour l'aire méditerranéenne. Mais si l'on pondère ces chiffres par les surfaces sur lesquelles cette variation se manifeste, on obtient un taux de polytypisme  $P$  qui est de 0,56 pour la région Paléarctique,  $(2,3/41\ 300\ 000\ \text{km}^2 \times 10^{-7})$  et qui s'élève à 6,73  $(2,0/2\ 970\ 000\ \text{km}^2 \times 10^{-7})$  pour l'aire méditerranéenne (tabl. II-1). Ce taux de polytypisme est particulièrement élevé chez les passereaux dont la différenciation est souvent plus rapide que celle des non-passereaux (Moreau 1966b). Cette forte variation traduit l'existence de nombreux isolats biologiques créés par l'intense morcellement géographique de la région ainsi que par l'hétérogénéité et la puissance du relief.

TABLEAU II-1. — Nombres de sous-espèces par espèce et taux de polytypisme  $P$  des avifaunes nichant dans l'aire méditerranéenne, cf. texte (BLONDEL 1982).

	Région paléarctique		Aire méditerranéenne	
	Nombre de sous-espèces par espèce	$P$	Nombre de sous-espèces par espèce	$P$
Oiseaux d'eau ( $N = 78$ )	1,3	0,31	1,1	3,70
Rapaces (diurnes et nocturnes) ( $N = 46$ )	2,3	0,56	1,7	5,72
Autres non- passereaux ( $N = 55$ )	2,6	0,63	1,9	6,40
Passereaux ( $N = 153$ )	2,7	0,65	2,6	8,75
TOTAL ( $N = 331$ )	2,3	0,56	2,0	6,73

L'interprétation qu'on peut donner à tous ces exemples, qu'il s'agisse de sous-espèces réunies en espèces, de semi-espèces réunies en super-espèces (*Alectoris*) ou d'espèces réunies en groupe-espèces (*Sylvia*), est la suivante :

1) Les éléments constitutifs de ces groupes ont probablement évolué en isolement géographique à l'occasion de scissions d'aires survenues au Pléistocène et ne se sont que secondairement et récemment remis en contact.

2) Le degré de divergence qui conditionne le stade d'isolement reproductif atteint est sanctionné par le statut conféré aux taxons dans la nomenclature périspécifique. On admettra que la spéciation est en cours ou « incipiente » chez les sous-espèces, presque-achevée mais récente chez les semi-espèces d'*Alectoris*, totale et probablement plus ancienne chez les espèces appartenant à un groupe-espèces dont beaucoup sont sympatriques (*Sylvia*). A noter que lorsque des taxons entièrement allopatriques ne sont nulle part en contact, comme c'est le cas des Sittelles forestières, la seule façon de connaître leur niveau de spéciation serait d'expérimenter, soit sur des critères éco-éthologiques (repassé de chants par exemple) comme l'ont fait Thielcke

(1962) sur des Grimpereaux et Löhrl (1961) sur les Sittelles, soit en les mettant expérimentalement en contact, ce qui pose de sérieux problèmes pratiques. Dans ce cas particulier, il revient au systématicien de « choisir » plus ou moins arbitrairement entre les classer soit en allo-espèces appartenant à une super-espèce, soit en espèces appartenant à un groupe-espèces, ce qui revient au même puisque ces unités taxinomiques n'ont pas de valeur informative sur le degré d'isolement reproductif atteint.

### Histoire et mise en place des avifaunes dans l'aire méditerranéenne

Les exemples précédents illustrent quelques cas de spéciation dans la région méditerranéenne mais ils ne disent pas pourquoi l'endémisme méditerranéen est si faible chez les oiseaux, notamment les oiseaux forestiers.

### Histoire paléobiologique de la région méditerranéenne

De nombreuses recherches s'efforcent de reconstituer l'histoire que les milieux et les flores et faunes ont vécue au cours du Pléistocène en Europe méditerranéenne. Le rassemblement d'informations d'ordre géologique, paléogéographique et paléoclimatique (Flint 1971), paléobotanique (Vernet 1973, 1979, Reille 1975, 1984, Triat-Laval 1978, Pons & Quézel 1980, Quézel 1982, de Beaulieu & Reille 1984, Pons 1981, 1984), ornithologique (Moreau 1954, 1955), paléontologique (Lambrecht 1933, Mourer-Chauviré 1975) permet de proposer un scénario plausible de l'histoire de la mise en place des avifaunes actuelles (Blondel 1982, 1984, 1985c).

La paléontologie nous apprend que les avifaunes Pléistocènes n'étaient pas sensiblement différentes des faunes actuelles puisque la plupart des genres et espèces connus dès le début du Pléistocène existent encore actuellement en Europe. Cela ne veut d'ailleurs pas dire qu'il n'y ait pas eu d'extinctions car Brodkorb (1971) estime à 11 000 (contre 9 000 actuellement) le nombre d'espèces qui vivaient sur la planète au début du Pléistocène et l'on sait qu'à la charnière Pliocène-Pléistocène, une grande « crise » d'extinctions affecta les mammifères, d'où un renouvellement important des faunes par extinction-spéciation. Les accidents climatiques qui se sont succédé depuis le début du Pléistocène (2 MA) se sont traduits par des transformations radicales dans les aires de distribution qui se sont déplacées de 10° à 20° en latitude et sur des dénivelées altitudinales de l'ordre de 600 m à 1 500 m (Flint 1971, Brown & Gibson 1983). Chaque glaciation ayant dans une certaine mesure oblitéré les effets des précédentes, c'est évidemment la dernière qui est la mieux connue (Würm-Weichsel : entre ca 115000 et 13000 BP, de Beaulieu & Reille 1984), encore que plusieurs incertitudes demeurent quant à la deuxième partie de cette dernière (entre ca 70000 et 13000 BP) dont l'importance est capitale pour comprendre l'histoire récente des faunes paléarctiques. Au moins l'unanimité est-elle acquise sur le fait que c'est durant le dernier pléniglaciaire (entre ca 25000 et 13000 BP) qu'ont régné les conditions climatiques les plus sévères (Pons *in litt.*). Une carte schématique de la répartition des principaux types de végétation en Europe (fig. II-11) montre que pendant ce dernier pléniglaciaire, les conditions climatiques étaient telles qu'au sud de la calotte glaciaire qui descendait jusqu'au niveau de la Tamise, la plus grande partie de l'Europe moyenne était couverte de milieux ouverts et de steppes parsemées de rares ligneux héliophiles (quelques *Pinus*, *Juniperus*, *Ephedra*) et ce, pratiquement jusqu'aux confins de l'aire méditerranéenne. En réalité, il est difficile de se faire une représentation de ces milieux car la plupart des



« Quaternaristes » pensent aujourd'hui que les milieux quaternaires n'ont pas d'équivalent dans la nature actuelle. Bien que le Würm ne fut pas uniformément froid et sec comme le prouve l'existence de nombreux épisodes tempérés avec Érable, Chêne, Noisetier, Charme comme l'ont montré de Beaulieu & Reille (1984) dans leur étude du marais des Échets dont la stratigraphie couvre tout le Würm, les flores caducifoliées et leurs faunes associées se réfugièrent à moyenne altitude sur les montagnes du pourtour de l'actuelle aire méditerranéenne et dans la partie basse actuellement immergée du thalweg des fleuves. N'oublions pas en effet que l'étendue des terres émergées était plus vaste pendant les pléniglaciaires qu'aujourd'hui du fait d'un abaissement du niveau de la mer de l'ordre de 120 à 150 mètres (Brown & Gibson 1983). En tout état de cause, ces refuges étaient spatialement limités et très localisés. De la même façon mais selon des configurations géographiques variées, ces refuges méditerranéens ont assuré lors de chaque glaciation la survie des flores et des faunes européennes dont les distributions étaient morcelées du fait de la configuration géographique de la région. Les trois grandes péninsules ibérique, ligure et balkanique ainsi que les grandes îles étaient des entités biogéographiques relativement disjointes à l'intérieur desquelles une différenciation a pu se produire.

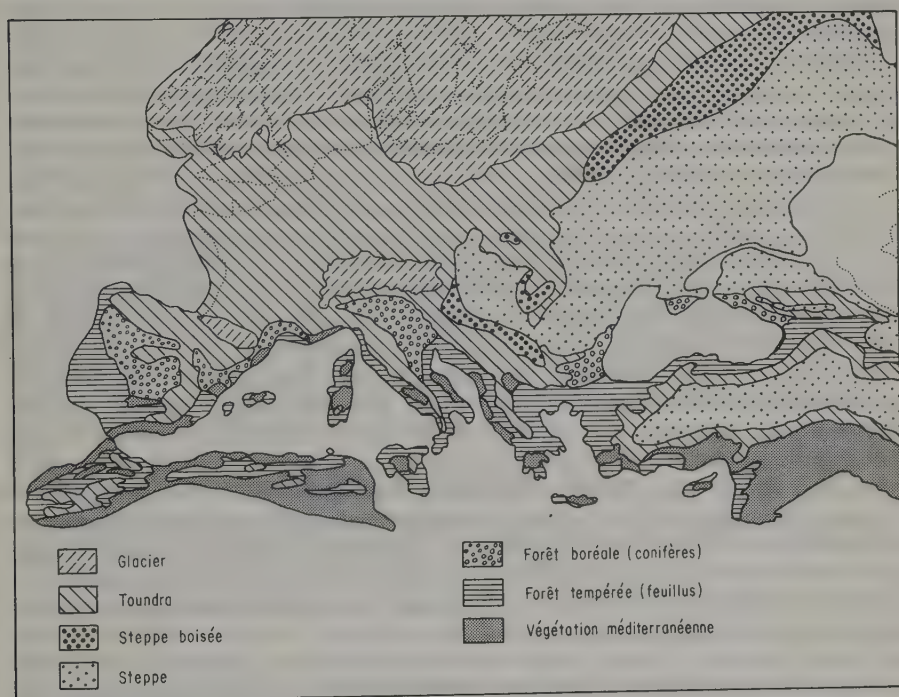


FIG. II-11. — Reconstitution des principaux paysages végétaux en Europe et en Afrique du Nord au cours du dernier pléniglaciaire (Würm). Contrairement à ce qu'on a cru pendant longtemps, une végétation méditerranéenne a persisté par taches au cours des pléniglaciaires à l'intérieur des limites de l'aire méditerranéenne (modifié d'après FLINT 1971 et BROWN & GIBSON 1983).

Au cours des interglaciaires, chauds et humides, comme celui dont nous bénéficions aujourd'hui, les végétations forestières remontaient à nouveau vers le nord sans pour autant que les paysages végétaux méditerranéens perdissent leur aspect fondamentalement forestier. Les études paléobotaniques révèlent en effet qu'au cours du maximum de développement des végétations forestières qui eut lieu à l'Atlantique (7500-4000 BP), la forêt était répandue à peu près partout dans l'aire méditerranéenne sous des formes très diverses (Pons & Quézel 1980, Quézel 1982). Les isolements géographiques répétés au cours du Pléistocène, l'extrême complexité paléogéographique et paléoclimatique de la région, de même que sa diversité orographique qui provoque des zonations altitudinales, donc les isolats biologiques, rendent difficile la reconstitution du couvert forestier et sa dynamique spatio-temporelle à ces échelles. Des études régionales permettent toutefois de dégager quelques traits saillants de cette histoire (Reille 1975, 1984, de Beaulieu 1977, Triat-Laval 1978, Pons *et al.* 1979, Vernet 1980, Pons 1981, etc.). Elles soulignent toutes l'emprise considérable à l'Atlantique, juste avant que l'homme n'intervienne, des forêts mésophiles à essences caducifoliées. .

En Corse par exemple (Reille 1975, 1984), le climax de l'étage supra-méditerranéen était à cette époque la chênaie mésophile, le Chêne vert ne jouant qu'un rôle mineur dans la végétation. Cette période correspondait aussi à l'optimum de la Bruyère *Erica arborea*, donc d'une végétation de type matorral haut propice aux avifaunes des milieux buissonnants. Ces formations à Bruyère s'étendaient par taches plus ou moins discontinues à la faveur de conditions locales sur des sols pauvres et les contreforts montagneux, notamment sur le versant occidental de l'île et au cap Corse (Reille 1984). Le fait marquant de cette époque est l'absence quasi-totale, du littoral à l'étage supra-méditerranéen, de toutes les plantes thermophiles : *Olea*, *Phillyrea*, *Tamarix*, *Pistacia*, *Myrtus* : « aucune végétation de l'étage méditerranéen inférieur n'existait en Corse orientale à cette époque » (Reille 1984). Cette situation ne devait pas durer longtemps car dès le Subboréal (4000-2800 BP) l'extension du Chêne vert, du Chêne liège et de la Bruyère fut partout favorisée par l'homme comme en témoignent les brusques ruptures dans les proportions de pollens des diagrammes polliniques. L'apparition relativement soudaine, autour de 6000 BP, de céréales et une représentation croissante du Chêne vert aux dépens des chênaies caducifoliées, témoignent que les civilisations cardiale puis chasséenne pratiquaient déjà la déforestation à grande échelle. La réduction des chênaies caducifoliées était déjà massive autour de 2500 BP et ne fit qu'empirer au cours des âges. Les données paléobotaniques montrent que la progression du Chêne vert et de la végétation des actuelles garrigues (*Quercus coccifera*, *Cistus*, *Myrtus*, *Juniperus*) se fit sous l'influence de l'homme à la suite du délabrement progressif des chênaies caducifoliées, et Reille (1984) de conclure : « sans l'action humaine la plaine orientale corse offrirait le paysage inattendu et uniforme d'une forêt de type atlantique à Chênes à feuillage caduc et à ifs s'étalant jusqu'au bord de la mer, assez semblable à celui des forêts du bassin parisien ».

Les immenses étendues de garrigues et de maquis que nous avons aujourd'hui sous les yeux ne sont dans leur grande majorité que des formations secondaires, héritage d'une pression humaine qui n'a pratiquement jamais fléchi sauf au cours d'un passé très récent. En effet, la lente mais régulière « remontée biologique » qui se manifeste depuis la fin du XIX<sup>e</sup> siècle et qui s'accélère en Méditerranée d'Europe depuis la fin de la Seconde Guerre mondiale avec l'emploi généralisé des combusti-

bles fossiles, montre bien que la végétation spontanée est beaucoup plus forestière qu'on ne se l'imaginait encore naguère.

Plusieurs conclusions émergent de ces études :

- 1) L'importance des forêts mésophiles dans les milieux méditerranéens de plaine et de moyenne montagne au cours des interglaciaires.
- 2) L'absence de discontinuités géographiques entre forêts méditerranéennes et forêts du reste de l'Europe.
- 3) L'alternance spatio-temporelle d'interglaciaires boisés et de glaciaux steppiques qui n'a probablement pas empêché la coexistence de ces deux types de végétation, forêts et steppes (Bazille-Robert 1979). Si les vicissitudes climatiques ont bouleversé à maintes reprises les faunes et les flores, ces bouleversements ont davantage affecté leur répartition à grande échelle et leur composition floristique que leur structure.
- 4) L'existence à toutes les époques de taches de végétation méditerranéenne de type matorral : « it is of interest also to point out that the abundance of records corresponding to the first part of the last glacial period... especially from Sardinia and southern Spain enforces the idea of real shrub formations... man's action has only contributed to their extension from small isolated natural formations » (Pons 1981, p. 136). Un démarrage rapide, puissant et spontané de formations à *Quercus ilex* s'observe en Méditerranée occidentale au site de Padul, près de Grenade (Espagne), dès l'interstade tardiglaciaire (Pons *in litt.*), ce qui renforce l'image de refuges localisés de formations méditerranéennes que l'action anthropique a ensuite étendues à toute l'aire méditerranéenne au cours de l'Holocène. Cette réalité de l'existence permanente de petites étendues de matorrals au cours du Pléistocène est de la plus haute importance pour comprendre comment a pu se faire la spéciation du groupe des *Sylvia*.

La grande diversité géotopographique et climatique de la région méditerranéenne a toujours, même au plus fort des glaciations, autorisé l'existence d'une mosaïque de formations végétales très variées assurant la survie locale de l'ensemble des taxons et associations végétales méditerranéens. Cette survie, maintenant bien établie pendant la glaciation de Würm (et probablement aussi les précédentes), expliquerait la rapidité avec laquelle ces flores ont reconquis l'espace pendant les interglaciaires (Vernet 1979, Favarger & Kupfer 1980).

### *Dynamique spatio-temporelle et différenciation des faunes*

Les conséquences de ces faits sur la différenciation et l'histoire des avifaunes peuvent être résumées comme suit (Blondel 1982, 1985c).

- 1) Les conditions ont toujours été réunies pour que toutes les espèces européennes d'oiseaux actuels, y compris les plus thermophiles, aient pu résister aux vicissitudes climatiques. La diversité des biotopes a permis à tous les taxons de trouver des refuges leur permettant de survivre à ces événements. La présence indiscutable d'une espèce aussi thermophile et peu mobile que la tortue d'Hermann au Würm II (Cheylan 1981) tend à le prouver. Même si les limites de la région méditerranéenne ont quelque peu glissé vers le sud, les biotas paléarctiques ne débordèrent que très peu dans l'actuel Sahara qui a toujours fonctionné comme un écran entre les régions Paléarctique et Afrotropicale entre lesquelles il n'y eut que très



peu d'échanges. Il est très vraisemblable en effet que les limites de la région méditerranéenne actuelle (à la rétractation anthropique près) représentent le maximum d'extension vers le sud de cette région (Pons *in litt.*). Les documents paléontologiques rassemblés par Mourer-Chauviré (1975) tendent à confirmer que pendant les phases les plus froides du Pléistocène, les faunes d'Europe se sont toutes ramassées dans les régions méridionales d'Europe et en Afrique du Nord, profitant de ce kaléidoscope de milieux qu'autorisait la diversité physiographique du bassin méditerranéen. Beaucoup de sites fossilifères ont livré des listes d'espèces très hétéroclites qui témoignent de la succession locale de faunes liées à des biotopes et des bioclimats fort différents. C'est ainsi que Mourer-Chauviré (1975) a trouvé dans deux foyers du Würm ancien de la grotte du Prince à Monaco des oiseaux aux exigences on ne peut plus disparates : grands rapaces forestiers (*Accipiter*), oiseaux de la toundra (*Lagopus*), oiseaux d'eau (*Anas*), oiseaux des marais (*Gallinago*), oiseaux de falaises rocheuses (*Pyrhacorax*). Or la grotte du Prince dont le remplissage en restes fossiles est en partie le fait de l'homme, correspond à l'emplacement d'un refuge car, même en interphase et *a fortiori* durant les stades glaciaires, l'homme a dû se localiser dans les conditions les moins défavorables, donc dans ou près des refuges. Quant à l'abîme de la Fage (Corrèze) dont le remplissage date du Riss, il a livré des faunes où se trouvent côte à côte *Oceanodroma leucorhoa* et *Plautus alle* (oiseaux pélagiques de l'Atlantique nord), *Falco naumanni* (rapace thermophile méditerranéen), *Lagopus mutus* (Tétraonidé de la toundra ou de l'étage alpin), *Nyctea scandiaca* (Chouette arctique), *Monticola saxatilis* (Turdidé saxicole méditerranéen). Dans ces mêmes couches, Chaline (1972) a trouvé des espèces aux exigences écologiques aussi différentes que celles du Lérot *Eliomys quercinus*, du Lemming à collier *Dicrostonyx torquatus* et du Lemming des toundras *Lemmus lemmus*. Le gisement a également livré *Rana arvalis* d'Europe septentrionale en même temps que *Discoglossus* sp. et *Testudo hermanni* d'Europe méditerranéenne (Rage 1972). Des ensembles aussi composites suggèrent l'alternance locale de conditions climatiques et écologiques fort différentes sur des périodes qui ont duré au moins 100 000 ans dans le cas de la Fage. En réalité, l'existence d'importantes lacunes de sédimentation invisibles dans les stratigraphies suffit à expliquer la juxtaposition dans les gisements de faunes aux exigences écologiques si différentes : ces faunes correspondent à des dépôts qui se sont faits à des époques distinctes. Or un intervalle de 1 000 ans, largement suffisant pour que le climat et la végétation changent du tout au tout, correspond à quelques centimètres de sédimentation (Mourer-Chauviré *in litt.*). Jeannet (1981) en a donné un bon exemple à propos des faunes de rongeurs du gisement d'Orgnac l'Aven (Ardèche). Dans ce gisement qui date du Mindel, de l'interglaciaire Mindel-Riss et du Riss, Jeannet a prélevé des restes tous les 5 cm et a montré que les faunes varient constamment d'un niveau à l'autre sur des durées assez brèves. Ces fluctuations sont interprétées comme des réponses à des fluctuations de la végétation avec notamment des inversions de fréquences entre *Microtus brecciensis*, ancêtre du *M. dentatus* = *cabreræ* méditerranéen, et *Apodemus sylvaticus* caractéristique de biotopes plus forestiers. Cet exemple montre qu'au cours de cette période relativement tempérée que fut l'interglaciaire Mindel-Riss, la végétation a varié constamment, avec des dizaines de petites oscillations climatiques se traduisant par une alternance de végétation de type matorral et de végétation forestière. Pour compliquer les choses, il est fort possible que des animaux auxquels on attribue aujourd'hui un certain type de biotope correspondant à leur écologie actuelle, aient fait preuve dans le passé, d'une grande souplesse d'adaptation. Dans la grotte de l'Arago à Tautavel (Pyrénées orientales), on trouve

ensemble le Renne et le Thar *Hemitragus bonali* (Crégut-Bonoure 1981) associés à une végétation méditerranéenne (Renault-Miskovsky 1981). Imagine-t-on aujourd'hui le Renne broutant du Chêne vert, du Pistachier et de la Vigne ?

Quelle que soit l'ambiguïté des documents paléontologiques qui donnent des renseignements contradictoires, il y eut, au cours des pléniglaciaires, juxtaposition dans l'espace géographique méditerranéen, de la totalité des conditions d'habitat requises par l'ensemble des faunes d'Europe. Au gré des oscillations climatiques du Pléistocène, les répartitions spatio-temporelles des flores et des faunes ont subi de gigantesques contractions puis réexpansions latitudinales et altitudinales. Les montagnes de la région offraient pendant les phases froides les conditions écologiques de survie que les hautes latitudes présentent aujourd'hui aux faunes arctiques. Ce qu'on appelle les « reliques glaciaires » dans les montagnes d'Europe méridionale en sont un témoignage. Il y eut donc un télescopage des faunes de l'ensemble de l'Europe qui se sont toutes ramassées dans des espaces plus ou moins restreints et éparés en fonction de leurs exigences écologiques au sein des régions méridionales d'Europe. Rien d'étonnant dans ces conditions que les peuplements d'oiseaux de l'aire méditerranéenne, notamment les oiseaux forestiers et les oiseaux d'eau qui constituent plus de la moitié des espèces, ne présentent aucun syndrome particulier de « méditerranéité ».

2) Cette histoire de la végétation éclaire les conditions de spéciation dans la région. L'absence d'oiseaux forestiers spécifiquement méditerranéens, en particulier l'absence d'espèces du Chêne vert, est une conséquence logique de cette histoire. Appartenant aux grands systèmes forestiers paléarctiques dont elle ne fut jamais géographiquement séparée, la forêt méditerranéenne n'a à aucun moment réuni les conditions d'isolement géographique et de spécificité éco-climatique favorable à une différenciation au niveau spécifique. C'est pourquoi la variation des taxons forestiers qui est très importante en raison de la diversité géotopographique de la région (tabl. II-1) n'a pas dépassé le stade subs spécifique sauf dans le cas remarquable des Sittelles. Par contre les multiples exemples de variation périspécifique révèlent l'existence passée d'isollements partiels qui ont conduit à une différenciation parfois très proche de la spéciation. Quant aux milieux ouverts, leur histoire révèle qu'ils ont été en position de refuge presque autant au cours des épisodes forestiers (interglaciaires et interstades marqués du Würm ancien) que durant les épisodes steppiques (stades glaciaires et majorité des interphases). Ils n'ont connu un meilleur sort que durant les interphases ayant séparé les interstades les moins caractérisés du Würm moyen. Cette quasi-permanence d'une situation de discontinuité, qui fut longtemps sous-estimée, (Pons *in litt.*) explique que la différenciation soit plus accentuée chez les oiseaux caractéristiques de ces biotopes comme les *Alectoris*, *Oenanthe* ainsi que les nombreux exemples cités par Haffer (1977b) que chez les oiseaux forestiers. Enfin, le seul cas remarquable de spéciation parfaitement achevée est celui du groupe-espèces *Sylvia* qui caractérise précisément le mieux les milieux ouverts. Ces espèces ont très probablement évolué dans les formations morcelées de matorrals qui ont perduré au cours du Pléistocène dans la région. Les pulsations climatiques répétées qui ont provoqué de multiples changements spatio-temporels de ces matorrals ont sans doute été à l'origine des spéciations successives qui ont abouti au groupe actuel. Ce scénario plausible a les mêmes causes et entraîne les mêmes conséquences que celui que Haffer a proposé pour expliquer la diversification des avifaunes du bassin de l'Amazonie.

3) La composition taxinomique et écologique des avifaunes dans le bassin méditerranéen se traduit par une oscillation en latitude et en altitude de ces deux composantes majeures que sont d'une part les avifaunes sylvatiques européennes, d'autre part les faunes des milieux steppiques des marges orientale et méridionale de la région. Ces oscillations qui eurent lieu à de multiples reprises au cours du Pléistocène sont aujourd'hui plus ou moins relayées par l'action de l'homme. De nombreuses espèces dites « méditerranéennes » ont secondairement bénéficié de la dégradation des forêts pour envahir les formations secondaires de matorrals. Ce qui est vrai pour les oiseaux l'est aussi pour les mammifères. Par exemple, la Musaraigne *Crocidura russula* plus thermophile que *Crocidura suaveolens* n'apparaît régulièrement dans la région qu'à partir de 4000 BP alors que la seconde est présente en continu depuis 11500 BP. La fréquence de ces deux espèces est aujourd'hui inversée et l'apparition de *C. russula* coïncide avec l'installation du Chêne vert (Poitevin 1984). En revanche, la déprise rurale actuelle et la remontée biologique qui s'ensuit, se traduit par la descente vers le sud de nombreuses espèces sylvatiques de milieux médio-européens que la dent des moutons, les coupes et les essarts avaient secondairement repoussés vers le nord (Blondel 1982).

Ce chapitre avait pour objectif d'illustrer le rôle des changements climatiques et géographiques sur la distribution des faunes, leur différenciation et l'origine de leur statut taxinomique actuel. On peut certes apporter des nuances et faire des réserves sur ces modèles de diversification biologique dans les zones refuges au cours du Pléistocène. Il est vrai qu'on a besoin maintenant d'études cladistiques détaillées pour apporter des éléments de validation ou de réfutation de ces modèles qui sont par essence spéculatifs. Ils ont en tout cas le mérite de mettre en évidence le rôle majeur et indiscutable des événements quaternaires dans le déterminisme des diversités et des distributions actuelles.



### CHAPITRE III

## ÉCOLOGIE DES PEUPELEMENTS

Un animal n'est jamais seul dans son milieu ; il entretient toujours des relations avec d'autres soit parce qu'il les mange, soit parce qu'il risque d'être mangé par eux, soit enfin parce qu'il entre ou risque d'entrer en concurrence avec eux pour l'acquisition des mêmes biens. Ces relations peuvent dans certains cas favoriser l'une et/ou l'autre espèces lorsqu'il y a commensalisme, mutualisme ou symbiose. Bref, alors qu'à des échelles plus petites comme celle du continent, on pouvait parfaitement analyser les canevas de distribution et leur histoire en considérant les taxons individuellement, il n'est plus possible de le faire à l'échelle de la région ou du biotope. Le fait que les richesses stationnelles soient toujours inférieures aux richesses du biotope montre bien qu'en un point donné de l'espace, on ne trouve jamais réunies toutes les espèces qui pourraient théoriquement l'être. La distribution des espèces à grande échelle présente toujours des lacunes même si le biotope paraît favorable. Ces lacunes changent dans le temps et dans l'espace et peuvent avoir plusieurs causes : éviction temporaire ou durable par des compétiteurs ou par des prédateurs, dépressions démographiques dues à des événements aléatoires (cf. Chesson 1978). D'où l'idée très ancienne d'étudier les distributions à ces échelles en tenant compte du nombre et de l'identité des espèces en présence, en supposant que les coactions interspécifiques, notamment la compétition et la prédation, jouent un rôle déterminant. La biogéographie régionale ou « écologie géographique » (titre d'un ouvrage de MacArthur) a donc traditionnellement été abordée sous l'angle des peuplements.

La première partie de ce chapitre sera consacrée à l'analyse des peuplements, de leurs distributions et de leur caractérisation en relation avec les descripteurs écologiques efficaces à cette échelle de perception spatiale qu'est un secteur écologique constitué de plusieurs biotopes. Cette analyse sera faite comme si les milieux ne changeaient pas et sans tenir compte des coactions interspécifiques. Autrement dit, je ferai le diagnostic instantané des structures spatiales telles qu'elles apparaissent à

l'observateur. La deuxième partie abordera le problème des coactions interspécifiques, notamment la compétition et la prédation. Quant à la dimension temporelle qu'introduisent les notions de variabilité et d'hétérogénéité spatio-temporelle des biotopes et de leurs peuplements, elle sera l'objet du chapitre suivant.

### CARACTÉRISATION DES PEUPELEMENTS

Soit un paysage de quelques dizaines ou centaines de  $\text{km}^2$  dans lequel on a défini par échantillonnage stratifié un certain nombre de biotopes au moyen de descripteurs jugés efficaces pour rendre compte de la distribution des espèces (fig. III-1). A cette échelle, les diversités biologiques sont celles des trois premiers points de la régression de la figure I-6, à savoir la station *s*, le biotope *B* et le secteur *S*. L'étude de la distribution des peuplements d'oiseaux que je prendrai comme exemple a été l'objet de nombreux travaux qui s'appuient sur un corpus méthodologique d'échantillonnage-collecte des données-traitement-interprétation sur lequel je ne reviendrai pas ici (cf. Ferry & Frochot 1958, Blondel *et al.* 1970, 1981, Blondel 1975, 1979, Ferry 1974, Frontier 1983).

Dans un secteur de 1 700  $\text{km}^2$  des préalpes du sud, le Diois, 26 biotopes ont été définis sur la base des espèces végétales dominantes et de la structure de la végétation. Sur l'ensemble de ces biotopes, un échantillon de 535 relevés a été effectué, chaque relevé correspondant selon nos conventions à une station. Ils ont donné lieu à l'observation de 5 243 oiseaux répartis en 98 espèces (Blondel & Choisy 1983). Comment faire le diagnostic des distributions et tirer le meilleur parti de l'information recueillie ?

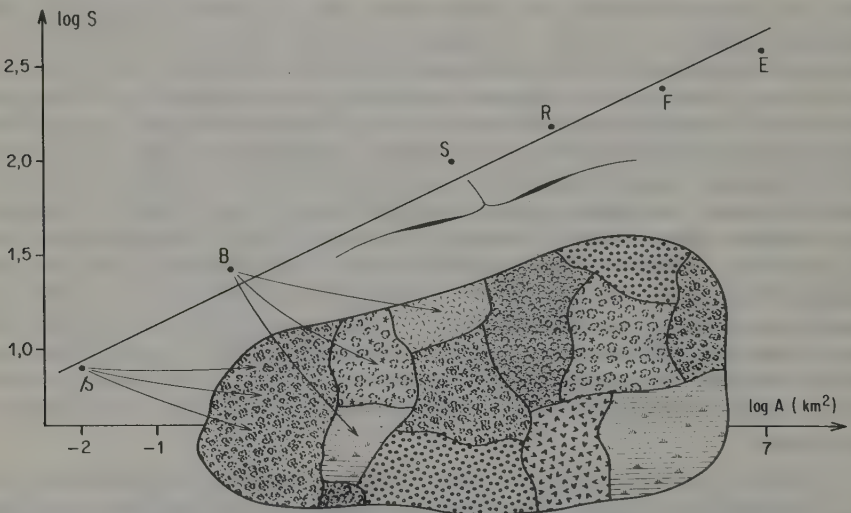


FIG. III-1. — Représentation d'un « secteur écologique » hypothétique composé d'un certain nombre de biotopes à l'intérieur desquels l'étude des peuplements se fait sur des « stations ». Les biotopes sont habituellement définis sur la base de la structure de la végétation et des espèces végétales dominantes. Cette définition dépend des taxons étudiés (BLONDEL & CHOISY 1983).

## Composition et structure des peuplements

Soit un des biotopes parmi les 26 qui ont été étudiés dans le Diois, par exemple une hêtraie mésophile à buis infiltrée de quelques sapins et pins sylvestres. Sur chaque station où l'observateur réalise un relevé, il enregistre à la vue ou à l'oreille, pendant les vingt minutes que dure le relevé, un certain nombre d'espèces. Ce nombre est la *richesse stationnelle ponctuelle* qui n'est autre que le total de chacune des colonnes du tableau III-1. Quand l'observateur recommence l'opération sur les  $N$  stations qu'il a définies lors de son plan d'échantillonnage, la moyenne de toutes ces richesses est la *richesse stationnelle moyenne* qui n'est autre que le premier point de la régression continentale de la figure I-6. Ce paramètre qui est une moyenne dont on peut calculer l'écart-type se précise avec l'effort d'échantillonnage (fig. III-2). Il présente un très grand intérêt car il autorise la comparaison statistique de plusieurs peuplements dès lors que les conditions d'application des tests statistiques sont réunies. Si maintenant l'observateur cumule sur un graphe le nombre d'espèces nouvelles qu'il enregistre sur chaque nouvelle station et qu'il n'avait pas notées auparavant, il obtient une courbe dont la pente sera de moins en moins raide à mesure que le nombre d'espèces nouvelles diminuera. Dans l'exemple du tableau III-1, l'observateur a noté 8 espèces au premier relevé et 7 au second. Parmi ces 7 espèces, deux, *Picoides major* et *Parus major* n'avaient pas été enregistrées au premier relevé : la richesse cumulée au deuxième relevé est donc de 9 espèces. Le meilleur tracé de la courbe s'obtient en réalisant à l'ordinateur un certain nombre d'itérations sur 1 puis 2, puis 3, etc. relevés tirés au hasard parmi les  $N$  que compte l'échantillon. En pratique, une cinquantaine d'itérations est nécessaire pour avoir une courbe bien lisse comme celles des figures III-2 et III-3. Quand l'observateur a enregistré toutes les espèces qui se trouvent dans le biotope, la pente de la courbe devient nulle et son dernier point sera la *richesse totale*  $S$  qui est le nombre total d'espèces qui ont vécu dans le milieu au cours de l'intervalle de temps qui s'est écoulé entre le premier et le dernier relevé. C'est le nombre de lignes sur le tableau III-1 et le dernier point de la courbe de richesse cumulée de la figure III-2. C'est aussi le deuxième point,  $B$ , de la régression de la figure I-6. La structure et les propriétés de cette courbe sont très intéressantes : sa pente permet de « guider » l'échantillonnage et l'arrêter à un niveau de précision qu'on aura pu se fixer à l'avance et qui sera le même pour tous les biotopes. La pente de la courbe à son extrémité, c'est-à-dire entre son dernier point et son avant-dernier point, s'estime facilement par le rapport  $a/N$  où  $a$  est le nombre d'espèces qui n'ont été observées qu'une fois et  $N$  le nombre de relevés (Ferry 1976). Dans le cas de notre exemple, cette pente est égale à  $2/20 = 0,1$  puisque l'échantillon comporte vingt relevés et que deux espèces n'ont été relevées qu'une fois, *Strix aluco* et *Certhia familiaris*. Ce chiffre signifie qu'il faudrait théoriquement réaliser 10 relevés supplémentaires pour ajouter une espèce à la liste. De plus, la distance entre le premier point (richesse stationnelle) et le dernier (richesse totale du biotope) est une mesure de l'hétérogénéité du peuplement (cf. Blondel 1979). Selon la méthode d'échantillonnage utilisée on peut aussi calculer d'autres paramètres de composition comme la fréquence, l'abondance (sous forme d'indices) ou la densité des espèces et du peuplement dans son ensemble (cf. Ralph & Scott 1981). Quant à la structure du peuplement, c'est-à-dire le mode de répartition des individus à l'intérieur du tableau espèces-relevés, il y a de multiples façons de l'exprimer. On le fait soit en analysant les distributions d'abondances, soit au moyen d'indices synthétiques de diversité qui furent très à la mode dans les années 1970 (cf. Daget 1976, Blondel 1979). En fait, ces indices et



TABLEAU III-1. — Tableau espèces relevés en présence-absence (méthode des EFP, BLONDEL, 1975) du peuplement d'oiseaux d'une hêtraie du Diois, F = fréquence centésimale (BLONDEL et CHOISY).

ESPECES/RELEVÉS	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13	14	15	16	17	18	19	20	F
1 Buteo buteo					1				1					1			1				20
2 Columba palumbus					1	1	1				1	1				1	1	1	1	1	50
3 Cuculus canorus			1		1	1	1	1	1	1		1		1	1		1				50
4 Strix aluco	1																				5
5 Dryocopus martius			1			1			1			1				1	1		1	1	40
6 Picus viridis					1				1			1	1					1	1	1	30
7 Picoides major			1	1					1			1	1	1							35
8 Sylvia atricapilla	1					1			1		1	1	1	1	1					1	50
9 Phylloscopus collybita		1					1			1	1				1				1	1	45
10 Regulus ignicapillus			1	1		1		1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1			60
11 Erithacus rubecula	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	95
12 Turdus merula	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1		1				1			65
13 Turdus philomelos	1				1				1												15
14 Turdus viscivorus					1		1	1													15
15 Parus ater			1						1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	60
16 Parus major		1	1	1				1				1		1	1						40
17 Parus ceruleus			1								1	1	1	1	1	1	1		1	1	40
18 Parus cristatus								1	1	1		1	1	1	1	1	1	1			40
19 Parus palustris			1	1			1	1	1								1		1		35
20 Sitta europaea			1		1	1			1		1	1		1	1	1	1	1	1	1	55
21 Certhia familiaris						1															5
22 Certhia brachydactyla					1					1								1		1	20
23 Troglodytes troglodytes	1	1	1	1	1	1		1			1			1			1		1		50
24 Fringilla coelebs	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	99
25 Pyrrhula pyrrhula			1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1			45
26 Garrulus glandarius			1		1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1			45

Richesse stationnelle :

8 7 15 8 9 16 8 14 16 9 11 13 10 14 11 8 14 11 9 11

surtout l'indice de Shannon qui est le plus couramment utilisé sont étroitement fonction de la richesse qui en est l'une des deux composantes (Tramer 1969, James & Rathbun 1981) de sorte que cette dernière peut être considérée comme la mesure la plus simple et la plus efficace de la diversité (Whittaker 1975, Bourlière 1983).

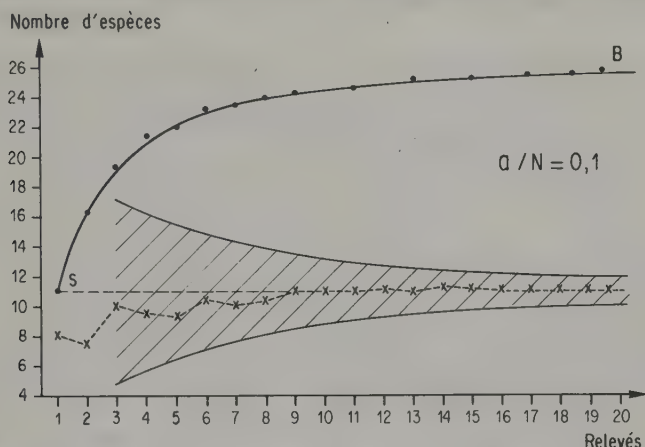


FIG. III-2. — Courbes de richesse totale cumulée (trait plein) et de richesse moyenne (tireté) du peuplement d'oiseaux d'une hêtraie mésophile des Alpes du Sud (Diois, France). Noter la diminution progressive de la variance de la richesse moyenne (plage hachurée pour  $P < 0,05$ ). Le premier point de la courbe de richesse cumulée est la richesse stationnelle moyenne,  $s$  et le dernier, la richesse du biotope,  $B$  (calculé d'après BLONDEL & CHOISY 1983).

### Richesses spécifiques à l'échelle du secteur

Alors qu'on avait jusqu'ici cumulé les richesses dans les limites d'un même biotope, rien n'empêche d'en faire autant à l'échelle du secteur, c'est-à-dire en cumulant progressivement les richesses jusqu'à ce que les 535 relevés répartis sur les 26 biotopes aient été enregistrés. Les résultats sont indiqués sur la figure III-3. Dans ce cas on obtient trois valeurs remarquables des richesses : la richesse stationnelle moyenne (9,8) à l'échelle du secteur, la richesse moyenne de tous les biotopes (30,8), enfin la richesse sectorielle qui est de 98 espèces. Ces trois valeurs sont bien celles que nous avions trouvées pour jalonner les trois premiers points de la régression intra-continentale de la figure I-6. Dans quelle mesure l'échantillon est-il représentatif des richesses réelles du secteur dans son ensemble ? Le passage au niveau de perception supérieur (région) permet d'y répondre et l'Atlas des Oiseaux nicheurs de la région Rhône-Alpes (Lebreton 1977) nous apprend que 115 espèces y ont été répertoriées. Appelons ce nombre « charge faunistique » qui est l'héritage de l'histoire évolutive des faunes. Au cours de leurs relevés, Blondel & Choisy (1983) ont noté 98 espèces dont 5 étaient absentes ou seulement supposées nicheuses par l'Atlas du CORA. La courbe sectorielle de richesse cumulée montre qu'avec 98 espèces, la richesse observée est proche de cette charge faunistique puisqu'il ne manque que 17 espèces (15 %). L'examen de ces dernières montre qu'il s'agit d'oiseaux auxquels la méthode s'applique mal (oiseaux nocturnes par exemple). On

note d'ailleurs que la pente de la courbe de richesse cumulée devient presque nulle à son extrémité puisque la valeur de  $a/N$  n'est que de 0,01. Le diagnostic des richesses à l'échelle du secteur peut donc être considéré comme suffisant.

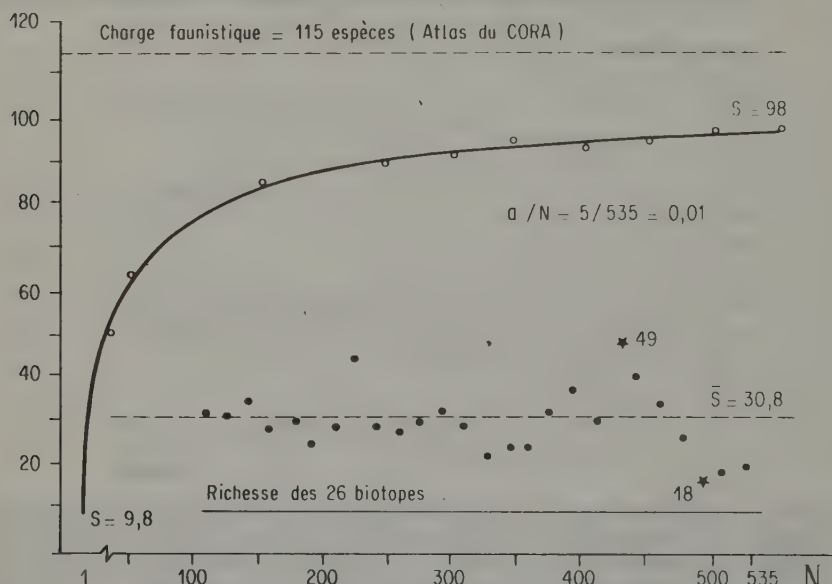


FIG. III-3. — Courbe de richesse totale cumulée à l'échelle d'un secteur écologique (Diois). Le premier point de la courbe est la richesse stationnelle moyenne à l'échelle du secteur et le dernier la richesse totale. Les points noirs indiquent la richesse totale de chacun des 26 biotopes qui composent le secteur, cf. texte (BLONDEL & CHOISY 1983).

### Distribution des espèces et des peuplements à l'échelle du secteur

Un moyen simple de tirer parti de l'information fournie par un grand nombre de relevés réalisés dans une mosaïque de biotopes est de rechercher les corrélations entre la distribution des espèces et les descripteurs jugés *a priori* actifs pour expliquer ces distributions. Ces descripteurs sont habituellement d'ordre climatique, topographique (en particulier l'altitude) mais surtout botanique : la structure de la végétation, notamment sa hauteur et sa stratification, joue un rôle essentiel pour les animaux qui se distribuent dans les trois dimensions de l'espace comme c'est le cas pour les oiseaux. L'observation empirique et la théorie de la niche prévoient une relation étroite entre la complexité de structure d'un biotope et la diversité des organismes (Horn & MacArthur 1972, Levin 1976). Plus un biotope est complexe, plus il aura de chances de comprendre des habitats différents que pourront utiliser davantage d'espèces. La diversité alpha est un moyen approximatif mais commode pour exprimer le niveau de complexité atteint par les assemblages d'espèces qui coexistent au même endroit (Whittaker 1965, Blondel 1979). Une relation de proportionnalité entre la complexité de la structure des biotopes et le nombre d'espèces qui les habitent a été empiriquement confirmée pour des groupes aussi divers que les reptiles (Pianka 1973), les oiseaux (MacArthur et MacArthur 1961, Blondel et



al. 1973) et les mammifères (Rosenzweig & Winakur 1969). Pour les 26 biotopes du secteur du Diois, on trouve une corrélation hautement positive ( $r = 0,79$   $P < 0,001$ ) entre la diversité alpha des peuplements d'oiseaux et un indice chiffré de complexité de structure de la végétation tel que celui qui fut défini par Blondel & Cuvillier (1977). D'autres exemples sont donnés par exemple par James (1971) et James & Rathbun (1981).

En réalité, les opérations manuelles et les corrélations simples qu'on peut réaliser sur un grand nombre de relevés situés dans des biotopes différents et assortis de la prise en compte de plusieurs descripteurs écologiques sont longues, fastidieuses et, surtout, ne rendent compte que d'une partie seulement de l'information. Il ne saurait être question dorénavant de les utiliser seules tant les progrès de la biométrie fournissent aujourd'hui des outils puissants pour ce genre d'analyse. La quantité et la complexité des données exigent de toute évidence le recours aux analyses multivariées qui seules permettent d'en tirer le meilleur parti car de tels traitements comparent et « pèsent » les données de manière simultanée dans un espace multidimensionnel. Dans l'arsenal des méthodes d'ordination (cf. par ex. Daget 1976, Legendre & Legendre 1979, Gauch 1982), les méthodes d'« averaging » (Hill 1973), la méthode des barycentres (Daget 1977) et l'Analyse Factorielle des Correspondances (Benzecri 1973) sont particulièrement indiquées. L'AFC est d'utilisation courante pour révéler la structure d'une grande matrice car elle maximise les corrélations entre les variables du milieu et les espèces. Cette méthode permet d'extraire des facteurs successifs non corrélés qui traduisent une relation statistique entre les biotopes et les espèces qui les habitent. De très utiles raffinements à la méthode ont été récemment introduits par Chessel *et al.* (1982) et Lebreton *et al.* (1985). Quelques exemples illustreront la démarche.

### Caractérisation des peuplements d'oiseaux du Parc National de la Vanoise

Lebreton *et al.* (1976) ont réalisé par la méthode des IPA (Blondel *et al.* 1970) 127 relevés d'avifaune répartis dans 9 formations forestières. Au cours de ces relevés, 10 000 observations d'oiseaux ont permis de recenser 43 espèces. Une AFC a été appliquée à cet échantillon. Les 5 premiers facteurs emportent 44 % du total de l'information et il faut aller jusqu'au 7<sup>e</sup> facteur pour dépasser la moitié. De plus, à chaque facteur est associée une corrélation canonique élevée comprise entre 0,43 pour F1 et 0,28 pour F5. La répartition de l'information sur plusieurs facteurs et les valeurs canoniques élevées révèlent l'existence de systèmes complexes et structurés, ce qui montre que le déterminisme des peuplements aviens forestiers est hautement organisé.

La projection des milieux et l'indication de quelques espèces qui participent le plus à la détermination des axes révèlent schématiquement la structure suivante (fig. III-4) : le premier axe F1 rend compte des deux structures principales du système en opposant les deux milieux feuillus hygrophiles, l'Aulnaie verte et la ripisilve à l'ensemble des formations de conifères. L'axe 2 isole le Mélèzein qui est une formation particulière, relativement peu dense, au feuillage aéré et caduc qui autorise le développement d'une strate herbacée. L'axe 3 ordonne les milieux de conifères, des Pineraies de Pin à crochet aux Cembraies. Ainsi, quatre sous-ensembles se dégagent nettement sur cette représentation tridimensionnelle : les deux formations feuillues, le Mélèzein individualisé par le seul axe 2, les Pineraies xéro-thermophiles de Pin à crochet et Pin sylvestre, enfin les autres formations résineuses sempervi-

rentes le long de F3 qui réalise aussi un gradient d'altitude entre Pineraies de Pin sylvestre (1 470 m) et la Cembraie (2 050 m). L'analyse situant dans l'espace factoriel les stations forestières et leur avifaune (cf. Lebreton *et al.* 1976), la superposition des deux espaces permet de mesurer la nature des corrélations qui existent entre oiseaux et formations végétales.

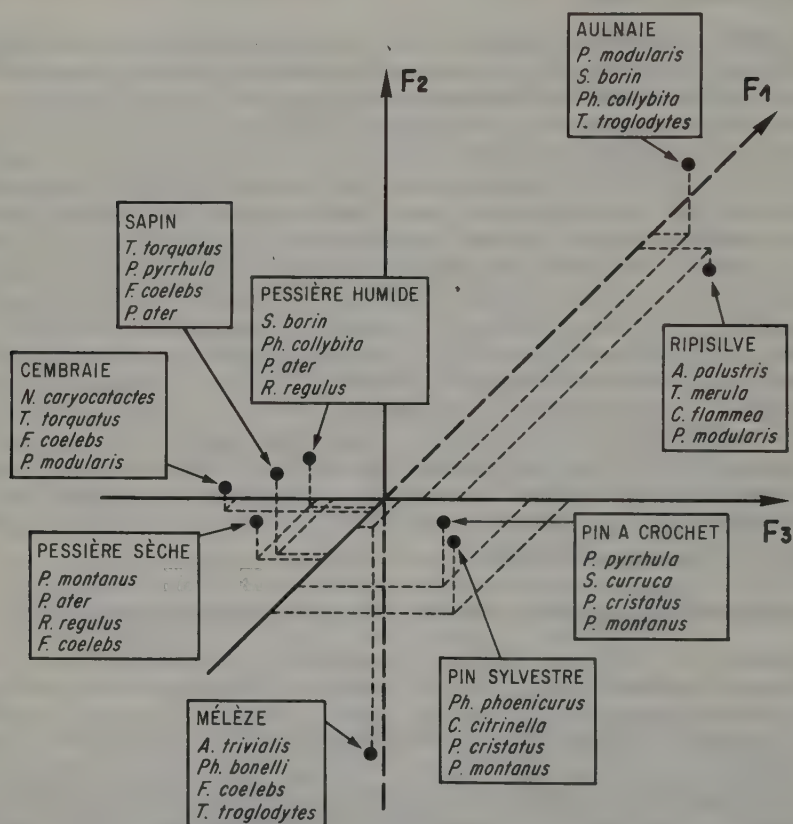


FIG. III-4. — Représentation sur trois axes d'une analyse factorielle des correspondances des biotopes (identifiés par leur espèce végétale dominante) et de quelques espèces d'oiseaux qui les caractérisent dans le Parc National de la Vanoise (d'après LEBRETON *et al.* 1976).

### Oiseaux palustres méditerranéens

Le milieu palustre et lagunaire méditerranéen français s'étend de Port Saint-Louis à Sète. Pagès (1984) a défini dans cette région trois secteurs : la Grande Camargue, la Petite Camargue et les étangs du Languedoc. Sur cet ensemble, 43 biotopes ont été définis selon nos conventions sur la base de critères hydrologiques et de structure de la végétation. Six cent soixante-quatorze stations réparties dans les différents biotopes ont permis d'échantillonner 96 espèces d'oiseaux. L'auteur a réalisé une AFC permettant de confronter ces deux ensembles que sont les biotopes et les espèces dont les corrélations s'établissent le long d'axes (ou facteurs) répartis dans

l'espace. L'interprétation des axes factoriels révèle une structure complexe liée au nombre et à l'hétérogénéité des biotopes ainsi qu'à l'action de facteurs écologiques très actifs comme l'eau et le sel. L'analyse organise comme suit dans l'espace factoriel les biotopes et les peuplements qui leur sont associés (fig. III-5) : 1) le premier facteur de l'analyse distingue les milieux aquatiques des milieux terrestres et organise ces derniers en fonction d'une complexité croissante de la végétation. Dans cette mosaïque de milieux qui s'interpénètrent et qui changent dans le temps et dans l'espace, l'eau joue un rôle primordial dans l'organisation des peuplements ; 2) le deuxième facteur écologique majeur qui conditionne les écosystèmes de Camargue, leur caractérisation et leurs peuplements est le sel. Son importance est exprimée par le 2<sup>e</sup> axe factoriel qui réalise au sein des milieux ouverts un gradient de salinité qui va des milieux herbacés d'eau douce (marais de la Camargue fluvio-lacustre) aux milieux lagunaires salés et sursalés (Camargue laguno-marine) ; 3) le troisième facteur rend compte de l'organisation des milieux dunaires dont on sait la très grande importance dans ce pays plat où l'eau et le vent ont remanié maintes fois les sédiments apportés par le Rhône et la mer pour façonner de multiples systèmes dunaires au cours de l'édification du delta (Blondel & Isenmann 1981). Ce facteur oppose les dunes mobiles et actives en cours de fixation à l'ensemble des dunes fixées présentant des stades variables de boisement ; 4) enfin le quatrième axe affine l'information relative aux milieux terrestres boisés. Il oppose en particulier les dunes boisées (en particulier le système dunaire fossile du Bois des Rièges) aux milieux franchement forestiers que sont les ripisilves. Il réalise de ce fait une ordination des dunes entre les dunes mobiles et les anciennes dunes aujourd'hui couvertes de forêts. La représentation des axes 2 à 2 sous forme de plans factoriels complète et nuance l'information fournie par les axes envisagés séparément et permet de visualiser le partage des biotopes par les différentes espèces. Pagès a ainsi montré que dans cette mosaïque de milieux où beaucoup d'espèces réalisent leur niche dans plusieurs biotopes complémentaires, les milieux salés jouent un rôle de plaque tournante dans les déplacements d'oiseaux et contribuent fortement à la définition des trois premiers axes factoriels.

### Peuplements d'oiseaux et successions écologiques

Rien n'empêche de considérer par convention les différents états que présente l'écosystème au cours d'une succession écologique comme un « secteur écologique ». Ce qui se passe dans le temps en un même point de l'espace (réelle succession diachronique) peut être reconstitué dans l'espace si l'on trouve un certain nombre de milieux permettant de jalonner la succession (étude synchronique). Une succession est une structure unidimensionnelle à laquelle l'application de l'AFC est parfaitement justifiée puisque ses propriétés d'ordination réciproque permettent de définir l'amplitude d'habitat de chaque espèce et la diversité des relevés en tant que variances conditionnelles du premier facteur respectivement pour chaque espèce et pour chaque relevé (Chessel *et al.* 1982, Lebreton *et al.* 1985). Deux exemples vont illustrer cette démarche :

Prodon et Lebreton (1981) ont réalisé par EFP (Blondel 1975) dans le massif des Albères un échantillon de 186 relevés répartis le long de successions de Chêne vert et de Chêne liège. Chaque relevé comprenait la liste des espèces d'oiseaux ainsi qu'une diagnose du biotope. Au total, l'information accumulée au terme de l'échantillonnage comportait 51 variables d'avifaune (51 espèces recensées à l'échelle



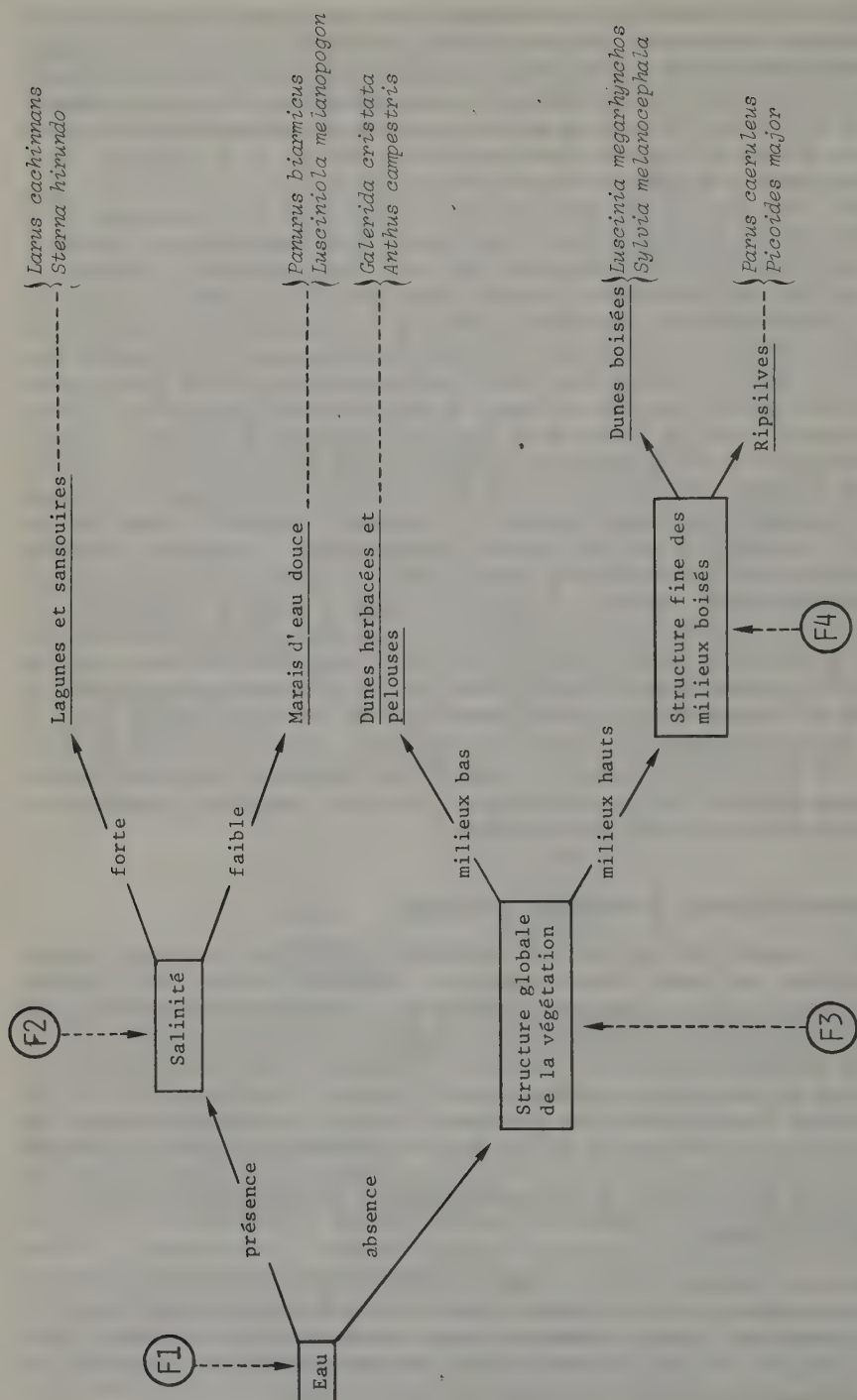


Fig. III-5. — Classification des peuplements d'oiseaux des milieux palustres de Camargue au moyen d'une analyse factorielle des correspondances, cf. texte (PAGÈS 1984).

de ce secteur), 9 variables de structure de la végétation et 27 variables floristiques (espèces végétales dominantes notées à chaque relevé). Comment exprimer les corrélations entre ces variables ? La figure III-6 résume l'interprétation que les auteurs ont faite d'une AFC réalisée sur cet ensemble. Comme dans toutes les analyses effectuées sur ce genre de données, c'est le premier axe F1 qui présente les corrélations canoniques les plus élevées et absorbe la plus grande partie de l'inertie de la matrice. On sait en effet que l'analyse des correspondances d'un tableau espèces-relevés fournit la meilleure ordination réciproque sur le premier facteur des espèces et des relevés parce qu'elle maximise la corrélation entre l'ordination des uns et celle des autres (Chessel *et al.* 1982). Cet axe rend compte de l'organisation très structurée des données, à savoir les relations qui existent entre les espèces et la structure du biotope. Il reconstitue la succession qui s'échelonne entre les milieux ouverts à Alouettes (*Alauda*) et Traquets (*Oenanthe*) à gauche (fig. III-6) et les milieux forestiers à Sittelle (*Sitta*) et Rougegorge (*Erithacus*) à droite. Les valeurs très élevées des corrélations entre l'abscisse d'une station sur F1 et l'abscisse de cette même station sur l'axe défini par l'avifaune confèrent une valeur prédictive de la structure du milieu sur l'avifaune et *vice versa*, confirmant ainsi que cette dernière est presque entièrement déterminée par la structure de la végétation : l'information « milieu » est symétrique de l'information « avifaune ». Les autres axes complètent l'analyse en apportant de nouvelles informations (fig. III-6). F2 ordonne les milieux buissonnants en fonction de la densité des strates basses et F3 ordonne les milieux en fonction d'une densité croissante des strates supérieures ; cet axe oppose en particulier les forêts à Chêne vert dont la canopée fermée crée un biotope favorable aux espèces franchement sylvatiques comme la Sittelle et le Rougegorge, aux formations à Chêne liège, beaucoup plus ouvertes et claires qui sont habitées par des espèces telles que la Fauvette orphée (*Sylvia hortensis*), la Huppe (*Upupa epops*), la Tourterelle (*Streptopelia turtur*) ou le Pic vert (*Picus viridis*). Enfin, F4 ordonne les milieux ouverts en fonction de leur recouvrement en rochers : l'Alouette (*Galerida theklae*) préfère l'herbe tandis que le Traquet rieur (*Oenanthe leucura*) et le Merle bleu (*Monticola solitarius*) préfèrent les cailloux (fig. III-6). Bien que les auteurs aient défini 11 strates d'échantillonnage (= biotopes), ils n'ont pas cherché à établir une diagnose de chaque biotope en particulier, laissant le soin à l'analyse de répartir au mieux les échantillons le long du gradient, ce qui évite l'établissement de frontières arbitraires entre biotopes comme on le fait habituellement (cf. par exemple Blondel 1979). Cette démarche très élégante constitue une amélioration considérable dans le mode d'analyse et d'interprétation de la dynamique des espèces et des peuplements le long des successions.

Dans le cadre de recherches sur un éventuel syndrome d'insularité des peuplements d'oiseaux de Corse, sur lequel on reviendra au chapitre V, on a comparé deux gradients homologues de 6 milieux présentant une complexité croissante de la végétation, l'un en Corse et l'autre en Provence (Blondel 1979, 1981). Dans les deux cas, le premier milieu est un matorral très bas (0,5 m) et le dernier une vieille futaie de Chêne vert (20 m). Sur cet ensemble de 12 biotopes, 302 relevés ont été réalisés par Blondel et Frochot. Ils ont livré 43 espèces en Provence, 42 en Corse parmi lesquelles 25 sont communes aux deux régions de sorte que le nombre total d'espèces est de 60. L'expérience porte sur la comparaison des distributions dans les espaces écologiques de référence de ces 60 espèces. Les 302 relevés ont été répartis dans un plan d'échantillonnage à deux niveaux : les 178 relevés de Provence et les 124 relevés de Corse sont répartis en 6 strates d'échantillonnage qui sont supposées présenter la même structure dans les deux régions. L'hypothèse de base porte sur

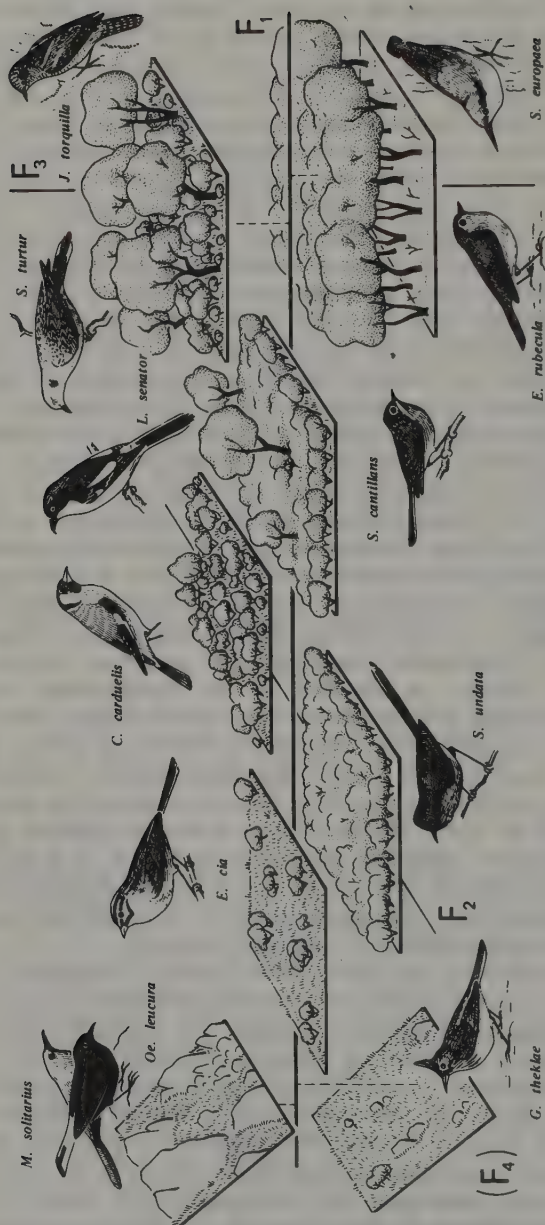


FIG. III-6. — Interprétation des quatre premiers facteurs d'une AFC appliquée aux peuplements d'oiseaux de successions écologiques de Chêne vert et de Chêne liège dans les Albères (France), cf. texte (PRODON & LEBRETON 1981).



l'identification des deux gradients et l'éventuelle dilatation des normes de sélection de l'habitat des espèces insulaires (cf. Chap. V). Une première approche globalisante a été réalisée par D. Chessel au moyen d'une AFC sur le tableau complet de 302 relevés  $\times$  60 espèces. Les valeurs propres très élevées sur les trois premiers axes factoriels indiquent une structure intéressante (Blondel *et al.* sous presse). Le plan 1  $\times$  3 en particulier est très expressif (fig. III-7) et révèle la structure d'ensemble des deux gradients. F1 ordonne les 6 biotopes continentaux dans le sens d'une complexité croissante de la végétation et F3 en fait de même pour les 6 biotopes insulaires. L'analyse globale valide donc l'hypothèse : elle identifie les deux gradients et révèle le relâchement des normes de sélection de l'habitat par les espèces insulaires, ce qu'exprime sur la figure III-7 le chevauchement beaucoup plus large en Corse qu'en Provence des enveloppes regroupant les relevés réalisés dans chaque strate d'échantillonnage. De plus, le plan F1  $\times$  F3 rend compte de façon particulièrement spectaculaire et inattendue, car non incluse dans l'hypothèse de base, de la convergence des structures faunistiques dans les vieilles forêts puisque les peuplements forestiers des deux régions sont totalement confondus dans cette région de l'espace factoriel. Par une approche entièrement différente, cette expérience recoupe et du même coup consolide les conclusions auxquelles avait conduit l'analyse biogéographique de l'histoire des peuplements au cours de l'Holocène (cf. Chap. II).

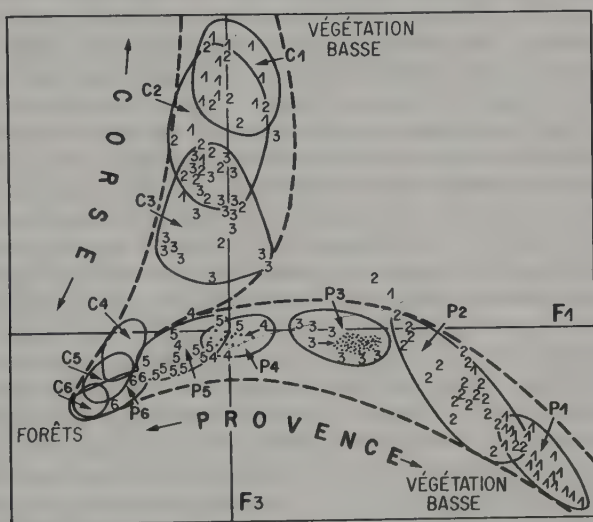


FIG. III-7. — Projection sur le plan F1  $\times$  F2 d'une AFC des relevés d'avifaune réalisés dans deux successions écologiques homologues (Provence et Corse). Les numéros correspondent aux stades des successions, de P1 (matorral bas de Provence) et C1 (matorral bas de Corse) à P6 et C6 (forêts). Noter le large chevauchement des enveloppes regroupant les relevés de Corse (assouplissement des normes de sélection de l'habitat en milieu insulaire) et la convergence des deux gradients dans les milieux forestiers où les faunes provençale et corse sont identiques (BLONDEL *et al.* sous presse).

Ces quatre exemples illustrent comment les analyses multivariées organisent les peuplements et « distribuent » les espèces en fonction des facteurs écologiques auxquels elles réagissent. Ces facteurs sont hiérarchisés en raison de leur importance dans la structure globale du système (leurs contributions sont décroissantes de F1 à

F<sub>n</sub>). Dans ces conditions, le premier facteur est celui qui exprime les caractères les plus marquants du système, ceux qui contribuent le plus à sa détermination : opposition feuillus-conifères dans le premier exemple, milieux terrestres-milieux aquatiques dans le second, structure de la végétation dans les deux derniers. L'expérience montre que dans toutes les études dont l'objet est d'analyser la répartition des peuplements dans une mosaïque de milieux définis sur la base de la structure de la végétation, le premier facteur de l'AFC ordonne les relevés et les milieux dans le sens d'une complexité croissante de la végétation. Prodon et Lebreton (1981) et Chessel *et al.* (1982) en ont expliqué les raisons. Il est donc important d'étudier soigneusement les autres facteurs qui apportent généralement des informations complémentaires très intéressantes et non évidentes *a priori*. Bien souvent ces informations sont la meilleure justification de l'analyse car on peut reprocher au premier facteur d'« enfoncer des portes ouvertes » !

## STRUCTURE DES PEUPELEMENTS ET COACTIONS INTERSPÉCIFIQUES

L'écologie des peuplements a traditionnellement été envisagée sur la base de deux présupposés issus de la théorie de la niche et ses conséquences (Elton 1946, Hutchinson 1959, Pianka 1966, Whittaker *et al.* 1973, MacArthur 1972b, Vendermeer 1972, Cody 1974) : 1) les milieux et les peuplements qui les habitent sont considérés comme « stables » et plus ou moins « fermés » et 2) les communautés sont saturées en organismes. Ces présupposés parfois érigés en dogmes, ont souvent conduit à construire des théories *ad hoc* qui proposent des explications causales aux distributions en termes de compétition interspécifique, sans laisser de place à d'autres explications ou leur accordant un rôle mineur. Au cours des dernières années, l'idée générale contenue dans le livre de MacArthur (1972b) et largement développée par Diamond (1975b, 1978) a dominé la scène en proposant que les distributions d'espèces sont essentiellement régies par des interactions compétitives. Si une espèce est absente d'une région ou y présente une distribution en mosaïque, c'est qu'elle est localement exclue par des compétiteurs. Le problème qui se pose n'est pas de rejeter la compétition ; Schoener (1982, 1983a), Connell (1983) et Roughgarden (1983) entre autres ont mis en garde, preuves à l'appui, contre la tendance actuelle à minimiser le rôle de la compétition en tant que force évolutive et écologique sous prétexte qu'il est extrêmement difficile de la démontrer expérimentalement. Bien des exemples montrent qu'elle a joué et joue un rôle important dans la différenciation des espèces (Mayr 1974) et dans leur coexistence au jour le jour (Roughgarden 1979). Ce qu'il convient de faire, c'est de la situer à sa juste valeur et d'explorer le rôle alternatif et complémentaire que peuvent avoir d'autres forces évolutives comme la prédation, les perturbations physiques et d'autres événements aléatoires dans le déterminisme des distributions et des abondances à l'échelle des biotopes.

### Compétition interspécifique

Dans les années 1960 et jusqu'au milieu de la dernière décennie a prévalu l'idée que le partage de ressources limitées est la condition suffisante et nécessaire pour que les espèces puissent coexister (Lack 1971, MacArthur & Levins 1967, Mac-

Arthur 1971, 1972b, Cody 1974, Diamond 1975b, 1978, Pianka 1974, Blondel 1979, Roughgarden 1979, Diamond & Gilpin 1982, Tilman 1982, etc.). La mesure de coefficients de compétition dérivés des équations de Lotka-Volterra a été utilisée pour prédire les limites à la ressemblance que deux espèces peuvent présenter pour pouvoir coexister (MacArthur & Levins 1967). L'extension de cette notion de coefficients de compétition à des ensembles multispécifiques (Levins 1968, Cody 1974) a conduit à construire une théorie de la structuration des peuplements basée sur cette hypothèse de compétition. Les ajustements écologiques et adaptatifs que cette coexistence implique se traduiraient par l'existence d'équilibres dynamiques (Preston 1962, MacArthur 1971, 1972b) entre espèces : quand une espèce quitte le peuplement pour une raison quelconque, une autre y entre et la remplace. La théorie prédit que tant qu'il y a un point d'équilibre où toutes les populations ont un bilan démographique positif, ce point est unique et le système revient à lui s'il est perturbé. Ce point de vue signifie que les peuplements sont des systèmes clos ayant des limites bien établies et obéissant à des règles précises et rigides d'organisation et de fonctionnement. Cette conception fixiste, conservatrice et typologique des systèmes naturels est évidemment contradictoire avec les notions d'hétérogénéité et de variabilité spatio-temporelle des systèmes naturels sur lesquels j'ai insisté dès le début de ce livre. Elle est depuis quelques années violemment battue en brèche de façon parfois iconoclaste par toute une génération de chercheurs comme Simberloff (1980b, 1982, 1983), Connell (1980), Connor & Simberloff (1979, 1983), Strong (1983), Strong *et al.* (1979, 1983), Price *et al.* (1984), Wiens (1977, 1983), Haila (1983). Une revue de cette controverse a été faite par Schoener (1982). Simberloff, l'un des chefs de file de cette tendance, et ses collègues s'appuient sur la nature de la démarche scientifique telle qu'elle est analysée par les philosophes des sciences, en particulier Popper, pour dénoncer les interprétations *ad hoc* (c'est-à-dire adaptées à chaque situation particulière) des partisans de la théorie des équilibres dynamiques. Ils proclament que la théorie de la compétition et son extension à la coévolution de compétiteurs n'a rien à voir avec la réalité des processus naturels. Ils leur opposent la mise à l'épreuve d'hypothèses nulles, ou tout au moins d'hypothèses alternatives (Simberloff 1983) visant à explorer dans quelle mesure les structures observées diffèrent statistiquement de celles qu'on obtient en créant par simulation ces structures de façon aléatoire. La démarche consiste à accorder au hasard ou à toute autre cause que la compétition un rôle prépondérant dans le déterminisme des distributions spatio-temporelles à grande échelle. Simberloff (1982) dit par exemple que pour chaque effet biologique prédit par un théoricien comme attribuable à la compétition, l'effet opposé a été prédit par un autre théoricien, voire le même ! et Arthur (1982) d'écrire : « dans très peu de cas, de telles études (sur la compétition) ont été capables de démontrer que la variation observée sur un caractère est une conséquence directe d'une sélection résultant de la compétition ». C'est précisément parce que la compétition est extrêmement difficile à démontrer, notamment dans ses mécanismes passés, que les courants actuels de recherche tendent à la minimiser. Mais ce ne sont pas les méthodes qui font la science ; les méthodes sont au service des concepts. Ne pas réussir à démontrer un phénomène ne veut pas dire que ce phénomène n'existe pas. Quoi qu'il en soit, ce débat très polémique dont on trouvera un aperçu dans le numéro de novembre 1983 de l'*American Naturalist* ainsi que dans l'ouvrage de Strong *et al.* (1983) a au moins le mérite de poser des problèmes de fond sur la nature et la justification épistémologique de la démarche scientifique. Le fait qu'un tel débat soit ouvert est en tout cas le signe de l'évolution et de la maturité de nos disciplines scientifiques comme le reconnaissait Ball



(1975) à propos de la biogéographie. Le lecteur trouvera dans les références citées ci-dessus de multiples exemples illustrant ce débat. Je tenterai ici, en m'appuyant sur quelques exemples, de présenter de façon critique l'état actuel de la question sur ce problème de la compétition.

### Règles d'assemblage des peuplements

Le fait que les peuplements présentent certaines structures caractérisables par des paramètres de richesse, distributions d'abondance, diversité, etc. a conduit à proposer l'existence de lois d'organisation. Les études de Diamond (1973, 1980) sur les peuplements d'oiseaux des îles du Pacifique, et en particulier l'existence de distributions discontinues dans des biotopes apparemment très homogènes, ont conduit cet auteur à reconnaître que seules certaines combinaisons d'espèces sont possibles (Diamond 1975b) : « if one considers all the combinations that can be formed from a group of related species only certain ones of these combinations exist in nature. Permissible combinations resist invaders that would transform them into forbidden combinations » (Diamond 1975b, p. 423). L'auteur énumère certaines de ces règles : 1) un assemblage d'espèces qui est stable sur une grande île riche en espèces devient instable sur une île plus petite et moins riche, 2) sur une petite île, un peuplement peut s'opposer à la colonisation d'espèces qui seraient incorporées dans les peuplements d'une île plus vaste, 3) certaines paires d'espèces ne coexistent jamais, 4) certaines paires d'espèces qui constituent en elles-mêmes une combinaison instable peuvent faire partie d'une combinaison plus vaste et stable, 5) certaines combinaisons composées exclusivement de sous-combinaisons stables sont elles-mêmes instables. De telles règles supportent l'hypothèse selon laquelle les distributions géographiques à grande échelle sont fondamentalement déterminées par la compétition interspécifique car « competition for resources is a major factor underlying assembly rules » (Diamond 1975b, p. 424, cf. ref. in Simberloff & Connor 1981). Lorsqu'une compétition réelle ou potentielle ne peut être suggérée, même par inférence à partir de l'identité des espèces en présence, les interactions compétitives prendraient la forme d'une « compétition diffuse » (MacArthur 1972b), la structure même du peuplement s'opposant à l'invasion par des colonisateurs étrangers. Le plus grand morcellement des aires de distribution sous les tropiques que dans les régions tempérées serait dû au fait qu'un grand nombre de compétiteurs oblige les espèces à ne survivre que dans des conditions d'habitat optimales elles-mêmes très morcelées. Diamond (1980) interprète la fréquence élevée de distributions morcelées chez les oiseaux des îles du Pacifique comme liée à l'existence de guildes stables qui empêchent par compétition diffuse leur infiltration par d'autres espèces. Il faut reconnaître que l'hypothèse de compétition diffuse est invérifiable et relève davantage d'une pétition de principe que d'une démarche scientifique. En créant par simulation statistique des peuplements fictifs d'effectifs identiques à ceux qui furent réellement observés sur les îles étudiées par Diamond, Connor & Simberloff (1979) et Simberloff (1983) retiennent l'hypothèse nulle d'une absence de combinaisons particulières d'espèces ; ils rejettent donc le principe des règles d'assemblage. Mais les difficultés méthodologiques et statistiques que soulève la simulation de la composition des peuplements sont loin d'être résolues et le débat reste largement ouvert comme en témoigne la littérature contradictoire à ce sujet (Diamond & Gilpin 1982, Gilpin & Diamond 1982).

Il n'empêche que la réalité des interactions compétitives dans le façonnement des communautés ne peut être balayée d'un coup de revers de main. Roughgarden

(1979), s'appuyant sur les équations de Lotka-Volterra et leurs prédictions, discute trois applications qui, selon lui, valident les hypothèses de compétition : *a*) les expériences en microcosme de laboratoire, en particulier les célèbres expériences de Gause (1934) sur les *Tribolium* et celles de Vandermeer (1969) sur des protozoaires (qui furent remises en cause par Simberloff 1983) ; *b*) la réalité des remplacements géographiques d'espèces étroitement apparentées, dont le cas des *Alectoris* dans les îles méditerranéennes évoqué au Chap. II et bien d'autres cas semblables cités par Mayr (1963), Blondel (1985b) et Cody (1974) ; *c*) la réalité de la ségrégation écologique d'espèces affines le long de gradients de ressources et les limites à la ressemblance des espèces dont j'évoquerai quelques exemples plus loin. A cet égard, de nombreuses considérations théoriques sur les limites à la ressemblance (MacArthur & Levins 1967) sont validées par l'expérience. Schoener (1983b) cite six expériences qui démontrent qu'un faible chevauchement écologique le long d'un gradient de ressources est associé à une faible compétition et *vice versa*. De même plusieurs expériences sur des mammifères, en particulier celles de Grant (1971) sur des *Microtus* et *Peromyscus* en enclos et celles de Schroder & Rosenzweig (1975) sur deux espèces de *Dipodomys* ont montré qu'une compétition entre espèces est d'autant plus sévère que les normes de sélection de l'habitat par les espèces en présence sont plus proches. Quoi qu'on puisse en dire, les travaux de Diamond restent un outil très utile pour explorer les processus qui déterminent les distributions à grande échelle, même s'ils ne valident pas directement (expérimentalement) l'hypothèse de compétition. De fait, la plupart des suggestions de Diamond sur le rôle de la compétition dans les distributions en mosaïque ont été confirmées sur des bases théoriques par Roughgarden (1978). Comme le souligne cet auteur (Roughgarden 1983), ce serait nier l'évidence que de ne pas reconnaître 1) l'existence d'un partage des ressources, 2) la distribution en damier des espèces affines et de même taille, 3) la régularité d'une gradation des tailles chez les espèces qui coexistent, 4) qu'une explication plausible de ces faits est fournie par la théorie de la compétition.

### Composition taxinomique des faunes

On a souvent écrit que le rapport du nombre d'espèces au nombre de genres est plus faible à l'échelle des peuplements locaux qu'à celle de territoires plus vastes (Elton 1946, Grant 1966a, 1968). L'interprétation généralement donnée est que les effets actuels ou passés d'une compétition interspécifique et intragénérique se traduisent par une tendance des espèces congénériques à se répartir le long de gradients de ressources ou dans une gamme aussi variée que possible de biotopes différents. Il en résulte une diminution du rapport  $sp/G$  à l'échelle locale d'une portion du gradient de ressources ou d'un biotope particulier. Un exemple classique parmi bien d'autres est celui de la distribution de 8 espèces de Pigeons frugivores le long d'un gradient de ressources en Nouvelle Guinée (Diamond 1975b, p. 407). Ces espèces se distribuent en fonction d'un poids croissant allant de 49 g à 802 g, chaque espèce consommant des fruits d'un diamètre donné le long d'une gamme de valeurs allant de 7 mm à 40 mm. Cette ségrégation est interprétée par Diamond comme résultant de pressions de compétition qui ont provoqué une divergence évolutive autorisant un partage des ressources entre espèces voisines. Mais la réalité d'un rapport  $sp/G$  plus élevé à l'échelle régionale qu'à l'échelle locale fut contestée par Williams (1951) puis par Simberloff (1970, 1983). Ces derniers affirment qu'en générant au hasard des sous-communautés à partir des faunes régionales, on obtient des rapports  $sp/G$  qui ne diffèrent pas statistiquement de ceux qu'on observe dans la nature. De même, Roth (1981) prétend que la distribution des Pigeons étudiés

par Diamond le long du gradient de fruits de taille croissante n'est pas différente de celle qu'on obtient en testant l'hypothèse nulle d'une distribution indépendante des tailles. En étudiant la composition de peuplements d'oiseaux de milieux buissonnants en Amérique du Nord, Cody (1974) conclut que les configurations morphologiques des différentes espèces correspondent à une complémentarité acquise évolutivement en réponse à des pressions de compétition interspécifique. Là encore, Ricklefs & Travis (1980) ont repris les données de Cody et trouvent, toujours par le biais de la mise à l'épreuve d'hypothèses nulles, que les configurations morphologiques de ces peuplements ne diffèrent pas de celles de peuplements fictifs tirés au sort dans le pool régional d'espèces disponibles. Le moins qu'on puisse dire, c'est que le débat sur cette question reste largement ouvert.

### **Relations morphologiques entre espèces affines : divergence et convergence de caractères**

Le phénomène de *déplacement de caractère* a lieu quand les différences morphologiques entre espèces étroitement apparentées sont accentuées par une compétition entre elles (Brown & Wilson 1956, Grant 1972). Il s'agit d'un mécanisme adaptatif facilitant leur coexistence et conduisant à la ségrégation des niches le long des gradients de ressources. Ce concept englobe à la fois l'origine et le maintien de différences morphologiques entre espèces. Il y a déplacement de caractère chaque fois que sous la pression d'une compétition interspécifique, les différences entre espèces sont plus élevées quand les espèces sont sympatriques que lorsqu'elles sont allopatriques. Un exemple célèbre repris maintes fois avec plus ou moins de déformations dans d'innombrables ouvrages est celui des deux semi-espèces de Sittelles du Proche-Orient *Sitta neumayer* et *S. tephronota*. Mais la description que fit Vaurie (1950) du phénomène ne portait que sur des caractères morphologiques mesurés sur des spécimens de Musées, et l'interprétation qu'on en donna par la suite en termes de coexistence, y compris par Vaurie lui-même (1951), ne se fonde sur aucune observation biologique. Comme le soulignent Selander (1971) et Simberloff (1983), il faudrait des études fines de terrain pour apprécier s'il s'agit vraiment d'un mécanisme adaptatif favorisant leur coexistence. Grant (1972) et Endler (1977) pensent que cette variation morphologique peut tout aussi bien s'expliquer par une variation clinale de l'une et/ou l'autre espèces surtout que dans leur zone de sympatrie, les deux espèces paraissent bien habiter des biotopes différents. Il ne faudrait pas pour autant en conclure que le mécanisme de déplacement de caractère est un mythe car des exemples bien documentés ne manquent pas. Les Pinsons de Darwin en sont un exemple classique décrit par Lack (1947). *Geospiza fortis* et *G. fuliginosa* sont sympatriques sur la plupart des îles de l'archipel où ils diffèrent considérablement l'un de l'autre par la taille du corps et la puissance du bec. Sur l'île de Daphne major où *G. fortis* se trouve seul et sur celle de Crossman où *G. fuliginosa* est seul, la morphologie des deux espèces est très voisine et intermédiaire entre celle que les espèces présentent quand elles sont en sympatrie (fig. III-8 A). Ces deux espèces ont divergé l'une de l'autre par déplacement de caractère quand elles se sont trouvées en sympatrie. Schluter *et al.* (1985) viennent de confirmer la réalité du phénomène en comparant les morphologies des oiseaux au moyen d'une procédure qui élimine la possibilité que le phénomène de divergence soit dû à d'autres causes que la compétition, notamment la nourriture.

Un autre exemple est celui des lézards du genre *Anolis* dans les petites Antilles, chapelet d'îles qui s'égrènent entre Puerto Rico et Tobago (Roughgarden *et al.*



1983). Ces lézards sont diurnes, insectivores, territoriaux et, pour la plupart arboricoles. Chaque île contient 1 (16 cas) ou 2 (8 cas) espèces d'*Anolis*, mais jamais trois. Lorsque deux espèces coexistent, les constituants de la paire d'espèces ne sont pas forcément les mêmes d'une île à l'autre. A une exception près, les espèces qui vivent seules sur une île sont à peu près de la même taille. Quand deux espèces coexistent, il y a un partage de ces ressources importantes que sont la nourriture (il y a une bonne corrélation entre la longueur de la mâchoire et la taille des proies) et les sites de chasse dans les arbres. La paire d'espèces *Anolis wattsi* et *A. gingivinus* présente un cas de déplacement de caractère : sur les îles où chacune de ces espèces est seule, la morphologie et les sites de chasse sont à peu près les mêmes (fig. III-8 B) alors que sur l'île de Saint-Maarten où les deux espèces coexistent, *A. gingivinus* chasse plus haut dans les arbres que sur les îles où ce lézard est seul. De plus, les densités de cette espèce sont plus faibles quand elle se trouve avec *A. wattsi* que quand elle est seule. Afin de vérifier que les deux espèces entrent bien en compétition, les auteurs ont transplanté des individus d'*A. wattsi* dans deux biotopes où *A. gingivinus* se trouvait seul. Dans l'un des biotopes ils avaient au préalable supprimé la moitié des *A. gingivinus* alors que les densités de l'autre furent laissées telles quelles. Rougharden et ses collègues ont observé une survie deux fois meilleure d'*A. wattsi* dans les biotopes où la densité d'*A. gingivinus* avait été réduite de moitié. L'effet négatif de *gingivinus* sur *wattsi* est une preuve expérimentale de la réalité d'une compétition entre ces deux espèces et un argument de poids en faveur d'une divergence des deux taxons par déplacement de caractère quand ils sont en sympatrie.

Une autre alternative pour la coexistence d'espèces voisines, en quelque sorte inverse de la précédente, est le phénomène de *convergence de caractère* (Moynihan 1968, Cody 1969, Murray 1971) qui se manifeste chez deux taxons affines quand ils sont en sympatrie. Cette variation éco-morphologique favoriserait l'interterritorialité (Orians & Willson 1964) qui est un moyen alternatif au déplacement de caractère pour diminuer la compétition (Ashmole 1968). En favorisant les interactions sociales entre espèces différentes, ce mécanisme faciliterait le partage des ressources entre elles comme le font les individus d'une même espèce, tout en empêchant la formation de couples mixtes. De bons exemples de ce phénomène sont celui des Ictéridés *Sturnella magna* et *St. neglecta* étudiés par Lanyon (1966), les Tyrans *Empidonax oberholseri* et *E. wrightii* (Johnson 1963) ou encore celui des Contrefaisants *Hippolais polyglotta* et *H. icterina* étudiés par Ferry (1975, 1977, 1980) et Ferry & Deschaintres (1974). Ces contrefaisants sont des petites fauvettes étroitement apparentées mais allopatriques sauf sur une bande de 25 km de large qui court du nord-est de la France à la Dalmatie où elles coexistent (fig. III-9). Dans cette zone de sympatrie, les deux espèces présentent une convergence écologique dans leurs normes de sélection de l'habitat : les paramètres tels que la hauteur des arbres et celle des buissons où le nid est installé diffèrent davantage d'une espèce à l'autre quand elles sont en allopatrie que dans la zone de sympatrie (fig. III-9). Les deux espèces se rapprochent l'une de l'autre écologiquement parlant quand elles sont côte à côte (Ferry 1975). De plus, les chants des deux espèces, qui sont très voisins, se ressemblent encore davantage en sympatrie qu'en allopatrie (Ferry 1977) : les mêmes réactions sont provoquées sur l'une et l'autre espèces par la repasse expérimentale au magnétophone du chant d'une espèce comme par celle du chant du congénère. Il y a donc une compréhension interspécifique du chant dont la conséquence est de faciliter l'interterritorialité. Les couples des deux espèces se partagent l'espace et ont tendance à s'installer de façon jointive et complémentaire

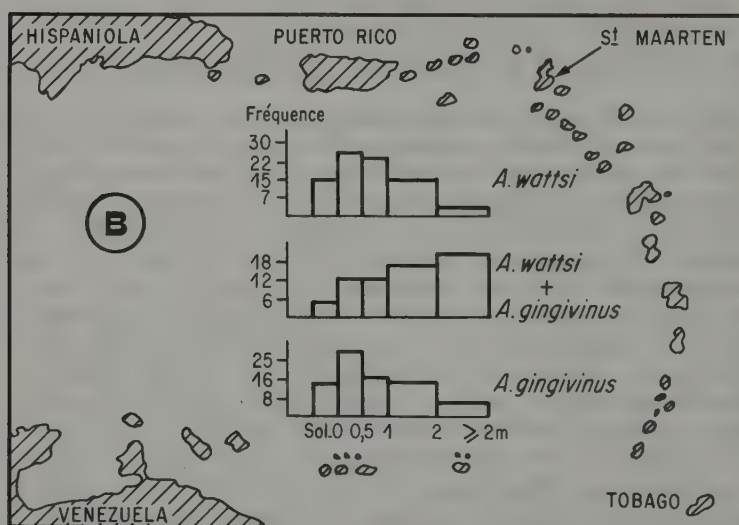
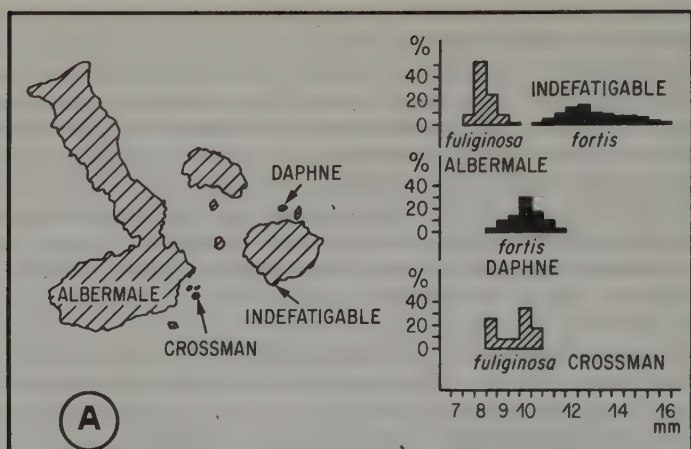


FIG. III-8. — Exemples de déplacement de caractère. A : le bec de *Geospiza fuliginosa* est plus court et celui de *G. fortis* plus long quand ces espèces de Géospizidés des îles Galapagos sont sympatriques (Albermale, Indefatigable) que lorsqu'elles sont allopatriques (Daphne et Crossman) (d'après LACK 1947).

B : Distribution des hauteurs de sites de chasse de deux espèces de lézards du genre *Anolis* sur l'île de St. Maarten (Antilles). *A. gingivinus* chasse plus haut dans la végétation quand son congénère *A. wattsi* est présent qu'en son absence (d'après ROUGH-GARDEN *et al.* 1983).

comme s'il s'agissait de couples de la même espèce. Mais l'hybridation entre les deux espèces est rarissime puisqu'elle n'a été constatée que deux fois sur 88 couples dont les deux partenaires ont été identifiés avec certitude (49 couples d'*H. icterina*

et 37 d'*H. polyglotta*, Ferry 1980). Cette convergence écologique et comportementale des deux espèces en sympatrie, qui les fait diverger de leurs conditions optimales de sélection de l'habitat telles qu'elles sont réalisées en allopatrie, a d'importantes conséquences démographiques : alors qu'en allopatrie les deux espèces ont un succès de reproduction de 45 %, il tombe à 29 % en sympatrie pour *H. icterina*. Le contact entre les deux espèces provoque donc une série de phénomènes : compréhension interspécifique du chant, convergence dans la sélection de l'habitat dont la conséquence est de minorer le bilan démographique de la population qui « fond » au contact de l'espèce jumelle. C'est ainsi que pourrait être conditionnée la complémentarité des aires de distribution puisque les populations n'arrivent pas à renouveler leurs effectifs quand elles sont au contact l'une de l'autre. L'ensemble de ces phénomènes associés qui sont d'ordre écologique, comportemental et démographique, démontrés pour la première fois et de façon fort élégante par Ferry, pourraient constituer un facteur de limitation des aires de répartition plus répandu qu'on ne le suppose.

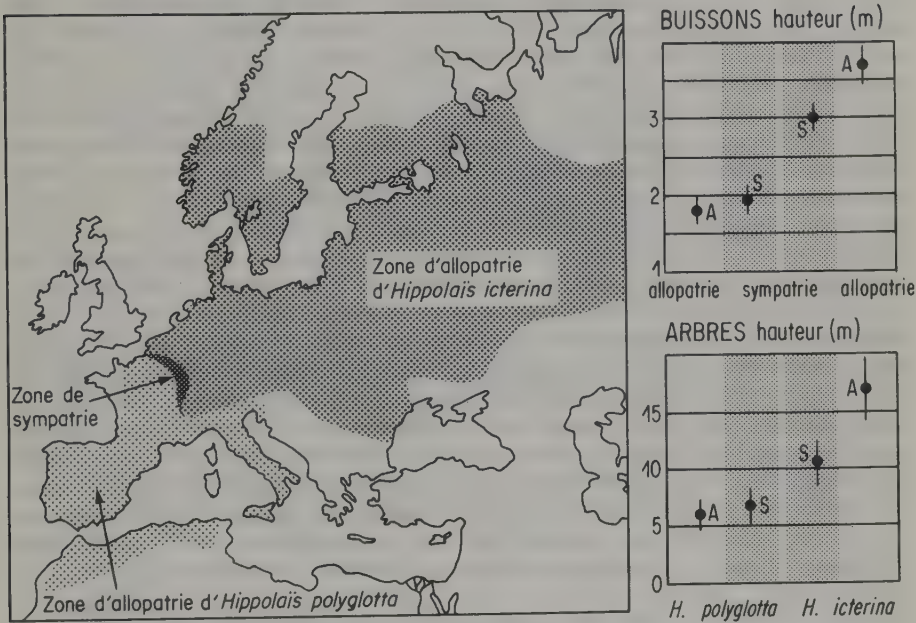


FIG. III-9. — Exemple de convergence de caractères : les deux espèces jumelles *Hippolais polyglotta* et *H. icterina* choisissent des habitats qui se ressemblent davantage lorsqu'elles coexistent dans leur étroite zone de sympatrie que lorsqu'elles sont en allopatrie (d'après FERRY 1975).

Convergences écomorphologiques

L'un des thèmes privilégiés du PBI dans les années 1970 fut d'explorer la réalité des convergences évolutives entre biotas non apparentés phylétiquement mais soumis au même bioclimat. De nombreux travaux ont été réalisés sur ce thème dans les régions à climat méditerranéen (di Castri & Mooney 1973, di Castri *et al.* 1981).



Le concept de convergence peut être défini comme « the production of a set of similar phenotypic characteristics in phylogenetically unrelated organisms subject to similar abiotic and biotic agents of natural selection » (Cody & Mooney 1978, p. 270). Il est vrai que de réelles convergences morphologiques et écophysiologiques existent pour certains groupes comme les végétaux (Quézel 1979) qui dépendent *a priori* plus directement du climat que les animaux et notamment les vertébrés. Il est vrai aussi que des convergences existent au niveau de paires ou de triplets d'espèces comme l'ont bien montré Dubost (1968) pour les mammifères, Fuentes (1974, 1976) et Pianka (1975) pour les reptiles et Friedmann (1946), Diamond (1975b), Keast (1976), Cody (1975), Cody & Mooney (1978) et Schodde (1981) entre autres pour les oiseaux. Mais affirmer que de telles convergences existent aussi à l'échelle de la configuration des peuplements comme l'ont fait Brown (1975) et Brown & Lieberman (1973) pour les mammifères, Cody (1975), Karr & James (1975) et Cody & Mooney (1978) pour les oiseaux, et Fuentes (1976), Pianka (1975) et Milewski (1981) pour les reptiles, c'est présupposer que les espèces sont façonnées et s'ajustent à l'intérieur des guildes sous la contrainte de pressions de compétition. C'est admettre que les mêmes causes, par exemple les mêmes bioclimats, produisent les mêmes effets, c'est-à-dire les mêmes structures communautaires quelles que soient les régions et l'origine phylétique des faunes. Or il est tout aussi plausible que d'autres contraintes puissent jouer un rôle déterminant. A tout le moins l'hypothèse mérite d'être retenue. Le nombre de solutions adaptatives réalisables par un groupe donné est limité en raison de contraintes d'ordre historique, morphologique, physiologique et écologique qui sont au moins aussi importantes que les facteurs bioclimatiques pour façonner la morphologie des espèces et l'agencement de ces dernières en peuplements. Dans bien des cas, ce qu'on appelle convergence n'est que le reflet de ces contraintes. Blondel *et al.* (1984) se sont efforcés de le démontrer à propos des peuplements d'oiseaux du Chili, de Californie et de France méditerranéenne. A partir de mesures morphologiques sur des spécimens de Musée, ils ont créé par analyse en Composantes Principales des hyperespaces morphométriques pour chaque série de peuplements, puis ils ont confronté ces hyperespaces à un hyperespace non méditerranéen de contrôle situé en France non méditerranéenne (Bourgogne). Les résultats de ces analyses (fig. III-10) et d'autres par analyse discriminante ont montré que les hyperespaces des peuplements méditerranéens ne se ressemblent pas davantage entre eux que chacun d'eux ne ressemble à l'hyperespace non méditerranéen de contrôle. En effet, les enveloppes qui circonscrivent tous ces peuplements, qu'ils soient méditerranéens ou pas, se superposent presque parfaitement, sauf pour le cas des Trochilidae (n<sup>os</sup> 33, 34, 35, 70, 71 sur la fig. III-10) qui n'a pas d'équivalent en Europe. L'hypothèse nulle d'une absence de convergence fut donc validée, au moins à l'échelle de résolution des phénomènes considérée dans cette étude. Les remarquables ressemblances entre tous ces peuplements, qu'ils soient méditerranéens ou non, ne semblent donc pas dues à des pressions de sélection similaires qui agenceraient les espèces de la même façon lorsqu'elles sont soumises au même bioclimat. Elles proviennent beaucoup plus simplement d'autres facteurs qui limitent le nombre de solutions que l'évolution peut réaliser pour exploiter l'espace écologique, et ce, quelle que soit l'origine phylétique des taxons impliqués.

L'histoire de la diversification et de la mise en place des faunes dans le bassin méditerranéen (Chap. II) plaide d'ailleurs puissamment contre l'hypothèse de convergence puisque les avifaunes spécifiquement méditerranéennes qui se sont différenciées dans ce bioclimat ne représentent jamais qu'une faible proportion des peu-

peuplements, la plus grande partie des espèces étant la même que celles que l'on rencontre en Bourgogne et n'en différant pas par la morphologie.

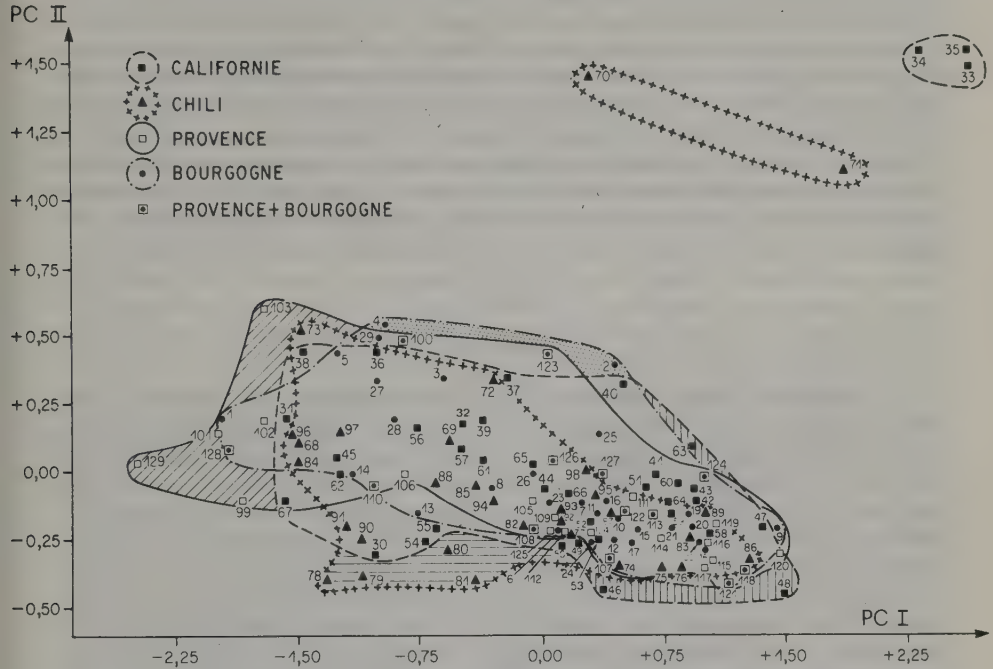


FIG. III-10. — Analyse en composantes principales de la morphométrie des peuplements d'oiseaux de trois régions à climat méditerranéen (Chili, Californie, Provence) et d'une région non méditerranéenne de contrôle (Bourgogne). La figure illustre la projection des espaces morphométriques de chaque espèce sur le plan des deux premières composantes. On remarque que les enveloppes regroupant les oiseaux des régions à climat méditerranéen ne se démarquent pas de l'enveloppe regroupant les oiseaux de Bourgogne. Noter la position très excentrée des Trochilidés (n° 70, 71 = Chili ; 33, 34 et 35 = Californie) qui n'ont pas leur équivalent dans l'Ancien Monde (pour plus de détails et notamment l'identité des espèces, cf. BLONDEL *et al.* 1984, p. 154-157).

Les paragraphes précédents se sont efforcés d'analyser de façon critique le problème du rôle de la compétition dans la régulation des distributions à grande échelle. Quelles que soient les nuances qu'il faille apporter sur le rôle de ce facteur écologique qui a probablement été exagéré, un faisceau d'arguments prouve qu'il s'agit d'une force évolutive et écologique de première importance. En réalité, les controverses que la compétition suscite portent davantage sur la conceptualisation du phénomène et les méthodes employées pour le démontrer que sur la réalité des faits. Elles illustrent la dialectique des faits et des idées et, pour une large part, le rôle des modes intellectuelles et la lutte d'influence entre écoles rivales. La méfiance dont beaucoup de chercheurs font preuve à l'égard de l'hypothèse de compétition tient en partie aux difficultés qu'il y a à la démontrer, à la généralisation abusive

de modèles simplistes ou biologiquement irréalistes, ainsi qu'au manque de rigueur dans l'approche méthodologique. Il y a presque 20 ans, dans une revue critique sur la question, Miller (1967) écrivait que « all our conclusions about the importance of competition in natural systems are still based on speculation and inference ». Depuis, beaucoup d'eau a coulé sous les ponts et la méthode expérimentale a été largement introduite dans l'étude de la compétition comme l'ont récemment souligné Connell (1983) et Roughgarden (1983). A l'occasion d'une table ronde sur la question, Schoener (1983a) a recensé 164 études expérimentales réalisées dans le but de tester la réalité d'une compétition entre espèces. Ces travaux qui portèrent sur les organismes les plus divers, marins, d'eau douce, et terrestres, révélèrent que sur les 164 expériences, 148 soit 90 % démontrent quelque forme de compétition entre espèces...

### Prédation.

La prédation est l'autre type de coaction interspécifique susceptible de jouer un rôle important dans le déterminisme des distributions spatio-temporelles à grande échelle. Comme pour la compétition, les modèles de Lotka-Volterra furent le point de départ d'innombrables travaux expérimentaux sur les systèmes prédateurs-proies dont ceux de Gause sont parmi les plus célèbres. Dans un travail remarquable, Huffaker (1958) monta un dispositif expérimental composé d'oranges, d'acariens phytophages qui en consomment l'écorce et d'acariens prédateurs de ces derniers. L'auteur démontra que la stabilité du système, c'est-à-dire la survie de tous les partenaires, n'est réalisée que moyennant une certaine hétérogénéité obtenue dans le cas particulier par la dispersion des oranges, l'inaptitude de certaines d'entre elles à nourrir le phytophage (par paraffinage de leur écorce) et la modification de l'aptitude à la dispersion des acariens : dispersion freinée pour les prédateurs par des barrières de vaseline et accélérée pour les phytophages par la création de courants d'air. Le dispositif qui avait pour fonction d'augmenter l'hétérogénéité spatio-temporelle du système se traduisit par une stabilisation de ce dernier et la coexistence des espèces pendant 70 semaines.

Des expériences du même genre furent ensuite étendues à des systèmes naturels et celle que Paine (1966) réalisa sur les relations entre proies benthiques et leurs prédateurs (Étoiles de mer) est particulièrement élégante : Paine prouva expérimentalement que le nombre de proies susceptibles de coexister est plus élevé quand celles-ci sont soumises à un prédateur qu'en l'absence de ce dernier. Cette expérience montre que les exclusions par compétition d'espèces proies sont plus probables quand les proies sont en densité élevée que lorsque leurs effectifs sont maintenus à de faibles niveaux par le prédateur, d'où le rôle interactif de la compétition et de la prédation dans la régulation des diversités. D'autres exemples ont été donnés par Zartek (1980) sur des poissons et par Connell (1975) sur des invertébrés et sur des plantes. L'idée que la prédation peut favoriser la coexistence d'espèces compétitrices et, par là, augmenter les diversités à l'échelle locale est largement soutenue par des observations empiriques et des considérations théoriques. Ces travaux et les modèles qui les sous-tendent (Holling 1959, Cramer & May 1972, Murdoch & Oaten 1975, Roughgarden & Feldman 1975, Hassel 1976, 1978, Holt 1984) soulignent le rôle diversifiant et stabilisant de la prédation et par conséquent son importance dans la régulation à grande échelle des distributions et des abondances. Certains prédateurs



joueraient alors un rôle de « clés de voûte » (Paine 1966, 1969) qui contrôlent la structure des communautés. Connell (1975) va jusqu'à conclure que la prédation plutôt que la compétition apparaît comme l'interaction majeure dans les systèmes écologiques à laquelle on doit accorder une « priorité conceptuelle ». La prédation a deux effets complémentaires : le premier est de favoriser la coexistence dans le même biotope d'espèces voisines en relâchant les pressions de compétition interspécifique puisque les effectifs des espèces proies sont plus faibles en présence d'un prédateur qu'en son absence. Il en résulte que le chevauchement des différentes espèces sur un même gradient de ressource peut être plus élevé (Roughgarden & Feldman 1975, Glasser 1979). Ces modèles associent donc compétition et prédation dont une justification empirique est celle des expériences de Paine. Le second effet de la prédation, d'ailleurs indissociable du précédent, est de favoriser le partage des ressources et de l'espace entre espèces dès lors que ce dernier présente une certaine hétérogénéité de structure ; c'est ce qu'Huffaker réalisa avec son système d'oranges et d'acariens. A partir de modèles théoriques, Holt (1984) prédit que lorsque la prédation est élevée, la coexistence de proies alternatives est improbable dans la même tache homogène de biotope, ce qui favorise une dispersion et un partage des biotopes. C'est ainsi que le partage des microbiotopes et la séparation des niches chez les rongeurs désertiques sont jugés par Kothler (1984) comme largement conditionnés par la prédation. De même, Bergerud (1983) explique par la prédation exercée par le lynx les distributions parapatriques de *Lepus arcticus* (toundra) et de *L. americanus* (forêt) à Terre-Neuve. L'effet disperseur de la prédation s'applique aussi à l'échelle intraspécifique et joue de ce fait un rôle important dans la dynamique, la régulation et la sélection des populations comme c'est par exemple le cas des relations entre le lynx et les ongulés (Kempf *et al.* 1979). D'où l'importance très grande de l'hétérogénéité spatiale de l'environnement, son grain, qui fournit sous forme de refuges ou de microbiotopes alternatifs les conditions de survie des populations, même lorsque la pression de prédation est sévère (Levin 1970, Murdoch & Oaten 1975, Hastings 1977, McMurtrie 1978, Crowley 1981). Ce sujet sera plus largement développé dans le chapitre suivant.

### Belette, Campagnols et Mulots

On sait que de nombreuses populations de micromammifères présentent des cycles d'abondance et de rareté dont le déterminisme a été étudié par Krebs (1974). Pearson (1966, 1971) a suggéré que la prédation pourrait jouer un rôle décisif dans le déterminisme de ces cycles car son effet dépresseur sur la population proie serait d'autant plus marqué que celle-ci a amorcé sa phase de déclin, c'est-à-dire que ses effectifs sont en deçà du seuil de vulnérabilité (cf. Blondel 1967). Une augmentation de la pression de prédation pendant cette phase critique se traduirait à terme par une diminution du nombre des prédateurs. L'asynchronisme des périodes d'abondance des prédateurs et de leurs proies provoquerait un retard du redémarrage des populations de proies et un allongement des intervalles entre pics d'abondance. En quoi ce système prédateurs-proies a-t-il une influence sur les distributions spatio-temporelles à grande échelle des espèces concernées ? L'aspect biogéographique de cette question ne retient l'attention des chercheurs que depuis très peu de temps.

S'appuyant sur les hypothèses de Pearson, Delattre (1983, 1984) a étudié un système composé d'un prédateur, la Belette *Mustela nivalis*, et de cinq espèces-proies, le Campagnol des champs *Microtus arvalis*, le Campagnol agreste *M. agrestis*, le

campagnol roussâtre *Clethrionomys glareolus*, le Mulot gris *Apodemus sylvaticus* et le Mulot à gorge jaune *A. flavicollis*, les deux dernières espèces étant confondues dans l'analyse. Son objectif était de vérifier que la prédation exercée pendant la phase critique de déclin des proies accélère leur raréfaction et produit des distributions par agrégats. Son terrain d'étude s'étendait sur 500 ha et se composait de milieux herbacés ouverts limités par des bordures et milieux variés. Dans ce paysage, Delattre a mesuré sur un quadrat de 150 ha les densités du prédateur et des proies et leurs variations dans le temps ainsi que les déplacements des animaux entre les différents biotopes. Les principaux résultats se résument comme suit :

1) la Belette présente des périodes de sédentarité et des périodes de mobilité qui se traduisent par des échanges entre populations puisque 27 individus contrôlés par capture-recapture se sont succédé en deux ans sur le quadrat ;

2) l'activité du prédateur s'exerce surtout dans les bois et bordures en hiver (biotope de prédilection des Campagnols agreste et roussâtre) puis dans les milieux ouverts en été (biotope de prédilection du Campagnol des champs).

3) le taux de prédation exercé sur l'ensemble des milieux oscille entre 3 % et 16 %, mais il atteint 80 % dans les milieux refuges de bordure d'où de grandes différences dans la vulnérabilité des proies selon les milieux ;

4) lorsque la densité des Belettes est élevée, il peut y avoir une extinction locale des Campagnols agreste et roussâtre dans les milieux de bordure ;

5) lorsque la densité des Belettes est faible et que la prédation affecte moins de 10 % des proies, trois espèces-proies sont bien représentées et leurs effectifs sont en croissance dans les milieux de bordure. Toutefois, les densités du Campagnol des champs restent très faibles en milieu ouvert bien que cette espèce reste la proie dominante des Belettes dans les bordures où la prédation touche 87 % de la population et ce pendant plusieurs mois. L'explication fournie par Delattre de cette prédation durablement élevée, est que le Campagnol des champs présente un flux permanent d'immigration à partir des milieux ouverts qui se vident progressivement de leur population au bénéfice des milieux de bordure ;

6) quand une seule espèce-proie est vraiment abondante, la population de Belette diminue quand même, car ce prédateur ne peut se satisfaire d'un seul type de proie, au moins dans la situation étudiée par Delattre où l'espèce proie dominante était le Mulot (la situation serait sans doute différente dans le cas du Campagnol des champs, Delattre *in litt.*). La faible densité du prédateur permet alors aux populations-proies de se reconstituer. Le biotope local temporairement exempt de prédation fait alors office de refuge pendant que le prédateur va exploiter d'autres biotopes locaux dont la dynamique des populations de proies est identique mais décalée dans le temps. Delattre observe dans cette situation le rétablissement des populations des trois Campagnols et des Mulots.

Trois conclusions sont à tirer de cette étude : 1) la Belette est capable d'abaisser durablement l'abondance d'une population-proie, confirmant ainsi l'hypothèse de Pearson associant l'effet de prédation à l'amplitude et à la durée des cycles démographiques. Mais il lui faut plusieurs espèces-proies pour survivre, 2) il existe une alternance dans la vulnérabilité des proies, donc un partage temporel de l'utilisation de l'espace entre ces dernières. En effet, la dynamique des populations est syn-

chrone pour les Campagnols agreste et roussâtre, mais elle est inversée pour les deux Mulots. La prédation favorise donc la coexistence de toutes les espèces même si l'habitat de chacune n'est pas exactement le même, 3) comme beaucoup de petits Mustélidés, la Belette est connue pour être étroitement liée aux petits rongeurs. L'expérience a montré que l'activité prédatrice s'exerce sur une surface de 500 ha. La mobilité de l'animal que traduit le renouvellement des individus sur le quadrat de 150 ha, dénote une activité exploratoire très grande lui permettant de passer rapidement d'un biotope à l'autre en fonction des densités locales des proies. La prédation favorise donc la dispersion de ces dernières et les échanges entre sous-populations.

Le système étudié par Delattre comporte deux types d'hétérogénéité : une hétérogénéité des milieux et une hétérogénéité des proies. Sans ces deux types d'hétérogénéité, il ne pourrait persister. Cet exemple montre que le degré de coïncidence entre les distributions spatiales des différentes espèces de proies et les milieux exploités par le prédateur, ainsi que le jeu des variations de densité des espèces, jouent un rôle essentiel dans la pérennité du système et les distributions à grande échelle de ses différents constituants. La prédation joue alors vraiment un rôle de « clé de voûte » (Paine 1966, Wiens 1976) pour l'équilibre d'ensemble du système.

Un exemple similaire a été décrit par Frelin (1982) qui a montré que les Buses *Buteo buteo* originaires d'Europe centrale qui hivernent en Bourgogne se concentrent par entraînement social dans les zones riches en micromammifères dont les distributions sont également de type contagieux. Il y a donc concordance entre le mode de distribution du prédateur et celui de ses proies, ce qui correspond au modèle de Hassel & May (1974). L'avantage pour l'oiseau qui arrive après sa migration est d'imiter les Buses déjà en place et de trouver rapidement une région riche en nourriture. L'avantage pour la proie est de pouvoir entretenir ou restaurer ses effectifs dans d'autres zones temporairement peu ou pas soumises à la prédation. A long terme et sur de grandes surfaces, il y a donc des oscillations périodiques, les dépressions démographiques locales étant compensées par des gains démographiques ailleurs. Comme dans l'exemple précédent, l'hétérogénéité spatiale et démographique de sous-systèmes qui ne sont pas en phase favorise la stabilité de l'ensemble des populations. Ce qui est instabilité à l'échelle locale devient stabilité à l'échelle régionale grâce à ce facteur d'hétérogénéité (May 1973, Roff 1974, Murdoch & Oaten 1975, Murdoch 1977, Oaten 1977). La coexistence d'espèces très voisines peut alors être assurée, sans qu'il soit besoin d'invoquer la compétition interspécifique, par la variabilité spatio-temporelle de sous-systèmes dans lesquels chacune des populations est tour à tour avantagée sur l'autre, ce qui limite les risques de compétition (Connell 1975).

### Partage des ressources et prédation chez les oiseaux

Selon la théorie de la niche, l'isolement écologique des espèces et la structuration des peuplements sont réalisés au moyen d'une partition des espèces le long de gradients de ressources (Lack 1971, Morse 1971, MacArthur 1958, 1971, 1972a, b, Pianka 1974, Cody 1974). Les divergences éco-morphologiques entre espèces seraient apparues sous la pression d'une compétition entre espèces pour l'appropriation de ces ressources essentielles que sont l'espace, la nourriture et le temps. J'ai développé ces points dans le paragraphe précédent. Or beaucoup d'exemples de coexistence d'espèces très voisines cadrent mal avec cette théorie car leur niche se



ressemble davantage que ce qui est théoriquement « licite ». Des exemples de coexistence d'espèces ayant des morphologies et des régimes très chevauchants ont été donnés par Orians & Horn (1969) et Henry (1979) pour les oiseaux, Barbault (1977) et Barbault *et al.* (1978) pour les lézards, Sheppard (1971) et Brown & Lieberman (1973) pour des mammifères.

Le travail fouillé que fit Henry (1979) sur la coexistence de cinq espèces de passe-reaux paludicoles dans un marais du centre de la France a conduit cet auteur à douter que la compétition soit à l'origine des mécanismes de partage des ressources. Il attribue par contre à la prédation un rôle majeur dans la structuration de ce peuplement et la façon dont les différentes espèces se répartissent dans l'espace. En effet, compte tenu des densités réalisées par les espèces, le partage constaté des habitats d'alimentation et celui des époques de reproduction, qui sont asynchrones entre les espèces, ne sauraient être déterminés par une compétition entre elles. Ces ressources, ainsi que bien d'autres éléments de la niche étudiés par l'auteur, ne sauraient constituer des facteurs limitants. Henry a montré que le déterminisme le plus probable de l'isolement spatio-temporel des espèces, qui conditionne leur distribution à grande échelle, est la prédation exercée par huit espèces (Hermine *Mustela erminea*, Renard *Vulpes vulpes*, Chat *Felis lybica*, Couleuvre à collier *Natrix natrix*, Râle d'eau *Rallus aquaticus*, Pie-grièche écorcheur *Lanius collurio*, Busard cendré *Circus pygargus* et Busard Saint-Martin *C. cyaneus*).

La prédation affectant les nichées d'oiseaux à ciel ouvert dans les régions tempérées d'Europe occidentale est de l'ordre de 50 % à 70 % (Lack 1954, von Haartman 1971). En réalité, cette proportion qui est déjà élevée et à partir de laquelle sont construits les modèles de dynamique des populations, devait être beaucoup plus sévère aux époques où les traits éco-démographiques des populations se sont différenciés, c'est-à-dire avant que les interventions humaines directes ou indirectes sur le milieu naturel n'aient fait disparaître un grand nombre de prédateurs. C'est probablement l'une des raisons pour lesquelles le facteur prédation a été généralement sous-estimé : il est toujours très difficile d'apprécier la fonction d'une structure sociale ou démographique quand les pressions de sélection qui l'ont déterminée se sont très atténuées ou ont même disparu.

Dans les quelques forêts primitives d'Europe centrale qui subsistent encore, la prédation paraît effectivement jouer un rôle fondamental dans la régulation démographique des populations et leur distribution à grande échelle. Un des caractères les plus remarquables des peuplements d'oiseaux de la forêt primitive de Bialowieza (1 200 km<sup>2</sup>, cf. Chap. IV) étudiés en détail par Tomialojc *et al.* (1984) est la grande richesse en oiseaux mais la faiblesse des effectifs de chaque population. Alors que les densités des oiseaux nicheurs d'Europe occidentale peuvent atteindre plus de 100 couples nicheurs/10 ha et parfois bien davantage pour une richesse de l'ordre de 20 à 25 espèces (cf. par exemple Glue 1973, Parsons 1976, Batten 1976, Nilsson 1979, Oelke 1980), les densités totales à Bialowieza sont de l'ordre de 62 à 75 couples seulement pour une richesse moyenne de 30 à 50 espèces. La mésange bleue par exemple, qui peut atteindre en Europe occidentale des densités de 15 à 20 couples/10 ha (Perrins 1979) et même jusqu'à 30 couples dans des conditions expérimentales en Belgique (Dhondt & Eyckerman 1980), est représentée à Bialowieza sous des effectifs de 2 à 3 couples seulement, bien que le biotope soit idéal pour cette espèce et que les cavités de nidification soient pléthoriques. Parmi les différentes causes envisagées par Tomialojc *et al.* (1984) pour expliquer de si faibles

densités (saturation des habitats, compétition, faible productivité du milieu), l'hypothèse d'une prédation élevée, exercée par plus de trente espèces de mammifères et d'oiseaux, apparaît comme la plus probable. Plusieurs arguments plaident en sa faveur : sélection de sites de nid sûrs rarement utilisés deux fois de suite comme si les oiseaux craignaient de se faire repérer par les prédateurs, nidification dans des cavités d'espèces qui, en Europe occidentale, nichent le plus souvent à ciel ouvert (*Erithacus rubecula*, *Turdus merula*, *Troglodytes troglodytes*). Malgré une nidification préférentielle de nombreuses espèces dans des cavités, ces dernières sont loin d'être saturées puisque 22 à 38 couples/10 ha seulement les utilisent, alors que le nombre de cavités disponibles s'élève à près de 800/10 ha (Tomialojc *et al.* 1984). Contrairement à ce qui se passe en Europe occidentale (Leclercq 1977, Löhrl 1977), la pose de nioirs artificiels n'augmente pas la densité des nicheurs cavicoles à Białowieża. Enfin, le succès de reproduction particulièrement faible de la plupart des espèces, entre 13 % et 40 % (Tomialojc *et al.* 1984, Wesolowski 1983), et le nombre élevé de nichées pillées suggèrent que la prédation est effectivement très sévère. Ces auteurs rapportent qu'à l'occasion d'une pullulation inhabituelle de chenilles en 1979, d'actifs pilleurs de nids comme le Geai *Garrulus glandarius*, l'Écureuil *Sciurus vulgaris* et le Pic épeiche *Picoides major* se sont nourris presque exclusivement de chenilles, ce qui eut pour conséquence un succès deux fois plus élevé que d'habitude des nichées de Pinson *Fringilla coelebs*. Pourtant, malgré la grande dispersion des individus et les très faibles densités spécifiques, l'espace est saturé comme l'ont montré des expériences de transplantation d'oiseaux. Lorsqu'on enlève des mâles territoriaux de Pouillot siffleur *Phylloscopus sibilatrix* ou de Troglodyte *Troglodytes troglodytes*, les individus sont immédiatement remplacés par d'autres (Wesolowski 1981), ce qui prouve que les territoires sont très grands.

Bref, de nombreux arguments valident l'hypothèse selon laquelle les faibles densités spécifiques que traduit la dilution dans l'espace des individus, et la fréquence élevée de processus locaux d'immigration-extinction, qui sera examinée dans le chapitre suivant, sont largement déterminées par la prédation.

\*  
\* \*

Les exemples de ce chapitre qui illustrent le rôle de la prédation dans le déterminisme des distributions et des abondances à grande échelle, sont en accord avec le modèle de Holling (1959) qui prévoit une relation directe entre le taux de prédation et la densité des espèces-proies. Chez les vertébrés terrestres territoriaux, plusieurs mécanismes adaptatifs antiprédateurs peuvent contribuer à façonner la structure des peuplements : 1) la dispersion des individus sur de vastes surfaces et le partage des microbiotopes entre espèces voisines (Horn 1968, Lack 1968, Andersson & Wiklund 1978), 2) la diminution de la fécondité instantanée compensée par la répétition dans le temps de plusieurs petites nichées, phénomène très caractéristique des forêts tropicales, 3) le raccourcissement de la durée de séjour au nid des poussins, ce séjour étant toujours plus bref chez les espèces exposées nichant à ciel ouvert que chez celles qui nichent dans des cavités (von Haartman 1971), 4) le partage du temps entre différentes espèces voisines dont les cycles de reproduction sont asynchrones.

La plupart de ces traits de l'histoire naturelle qui ont été mis en évidence dans les forêts tropicales (Skutch 1949) se retrouvent dans les grands massifs forestiers natu-

rels d'Europe. Il s'agit donc de constantes dans les mécanismes de structuration des peuplements. Dans les régions tempérées très artificialisées et morcelées où ont été conduites la plupart des études sur les communautés, les effets conjoints d'une diminution de la guilda des prédateurs et d'une diminution de la superficie des massifs forestiers ont occulté l'importance du facteur prédation qui a probablement joué un rôle majeur dans le façonnement des stratégies de survie des espèces. Comme les densités spécifiques peuvent atteindre des valeurs extrêmement élevées dans certaines forêts très artificialisées, il n'est pas étonnant que la compétition ait longtemps été considérée comme un facteur essentiel. En réalité, son importance est bien réelle mais elle s'est récemment et secondairement accrue du fait de l'état de surpopulation dans lequel se trouvent aujourd'hui beaucoup de peuplements dans les paysages artificialisés d'Europe occidentale (cf. aussi Chap. IV).

### Compétition et prédation, deux forces évolutives indissociables

Un bilan des connaissances actuelles sur le rôle des coactions interspécifiques dans le déterminisme des distributions et des abondances mène à la conclusion qu'il serait irréaliste et contraire au bon sens (que Simberloff, 1983, pourfend mais que Roughgarden, 1983, reconnaît comme ingrédient légitime de la démarche scientifique) de privilégier l'une ou l'autre de ces deux forces évolutives que sont la compétition et la prédation. Il serait d'ailleurs tout aussi irréaliste de les privilégier par principe sur d'autres comme l'histoire, le hasard, la variabilité spatio-temporelle des milieux, etc. Ces deux forces ont agi et agissent tant au niveau de l'histoire évolutive qu'à celui de la coexistence et du partage de l'espace. C'est en partie par réaction à l'aspect spéculatif et narratif des discussions sur le rôle prétendument prééminent de la compétition que cette dernière est actuellement très contestée. Il est vrai qu'en inférant la compétition à partir de simples observations sur les réductions réciproques d'abondances et sur les exclusions d'espèces, en invoquant le concept invérifiable de « compétition diffuse », on ne fait guère avancer les choses, surtout qu'on sait très peu de chose sur le rôle respectif de la compétition intraspécifique et de la compétition interspécifique. Le problème se complique du fait qu'il s'agit de processus évolutifs dont les causes et les effets relèvent de mécanismes qui se sont mis en place au cours du temps et qui, de ce fait, ne sont pas directement accessibles à l'expérimentation. Comment prouver une compétition passée pour expliquer l'absence de compétition actuelle ? Mais sous prétexte de contester les méthodes, il ne faut pas nier l'évidence. Dans une étude sur la niche des Mésanges d'Europe, Alatalo (1982) conclut à l'existence d'une compétition entre certaines espèces, qui n'exclut d'ailleurs pas le mutualisme à certaines époques de l'année (rondes hivernales), mais il fait remarquer que même chez ce groupe étudié intensivement depuis plusieurs décennies, aucun test rigoureux, notamment des expériences de transplantation d'individus, ne permet d'affirmer que la compétition peut limiter la distribution de certaines espèces. En fait, une preuve de compétition entre la Mésange bleue et la Mésange charbonnière a été apportée par Dhondt & Eyckerman (1980). On verra plus loin (Chap. IV) qu'une compétition entre la Mésange bleue et la Mésange noire a été indirectement révélée par cet accident aléatoire qu'a été la vague de froid de janvier 1985.

Une des raisons pour lesquelles le problème du déterminisme des coactions interspécifiques est particulièrement ardu, c'est que la compétition et la prédation sont



des composantes interactives et complémentaires souvent indissociables (Holt 1984). Par exemple, les techniques d'évitement des prédateurs doivent pouvoir produire des différences interspécifiques et des modalités de partage des ressources semblables à celles qui sont produites par la compétition. Ces deux forces peuvent donc avoir les mêmes effets, en particulier des réductions réciproques d'abondance et des exclusions d'espèces. Toute théorie sur les peuplements doit donc les considérer l'une et l'autre sans privilégier *a priori* l'une d'elles.

#### *CHAPITRE IV*

## **BIOGÉOGRAPHIE RÉGIONALE**

### **DISTRIBUTIONS EN MOSAÏQUE**

C'est un lieu commun de rappeler qu'aucune espèce animale ou végétale n'est vraiment cosmopolite. La plupart sont répandues sur des surfaces plus ou moins vastes et les répartitions actuelles à l'échelle des continents sont un héritage de l'histoire des faunes telle qu'elle fut étudiée au Chapitre II. Mais à plus grande échelle, celle de l'aire géographique d'une espèce, tout l'espace n'est pas occupé parce que les espèces sont adaptées à des biotopes qui sont eux-mêmes discontinus. La réalité des courbes aire-espèces en est la meilleure démonstration. A plus grande échelle encore, celle d'un même biotope homogène, une espèce peut manquer localement bien que tous les ingrédients nécessaires à son existence soient présents. Quelles causes peuvent-elles être invoquées pour expliquer ces solutions de continuité ?

Pour les distributions à moyenne échelle, MacArthur (1972b) et Vuilleumier & Simberloff (1980), entre autres, ont énuméré plusieurs causes possibles.

- 1) Les discontinuités peuvent être d'origine historique : l'espèce peut ne pas avoir colonisé ou recolonisé le milieu après que ce dernier se soit transformé à la suite de modification de climat. C'est la position classique des biogéographes évolutionnistes.
- 2) Elles peuvent être d'origine écologique : exclusion par compétition, prédation, parasitisme ou en raison de conditions alimentaires défavorables. L'exclusion par compétition est un thème favori des écologistes de l'école d'Hutchinson-MacArthur.
- 3) Les discontinuités sont locales et temporaires en raison de phénomènes d'extinction et de recolonisation qui déterminent des distributions en mosaïque.

Si les distributions des espèces sont souvent fragmentées à petite échelle comme Vuilleumier & Simberloff (1980) l'ont montré à propos des oiseaux des steppes de la puna et des paramos des Hautes Andes et Diamond (1973) à propos d'oiseaux de plaine de Nouvelle Guinée, elles le sont presque toujours à grande échelle, même dans les milieux apparemment homogènes. Il existe donc un effet de mosaïque qui se manifeste à toutes les échelles de l'espace.

L'écologie des communautés a traditionnellement été conçue et modélisée comme si les milieux naturels sont des entités plus ou moins autonomes que l'on peut étudier indépendamment les unes des autres sans se soucier de ce qui se passe autour d'elles. Leur variabilité était traitée comme un bruit de fond plus ou moins parasite et gênant auquel on attachait une importance secondaire. La réalité est toute autre : quels que soient les organismes par rapport auxquels on les définit, les milieux sont toujours plus ou moins morcelés, hétérogènes et changeants même s'ils ne le paraissent pas à première vue (Levin 1976, Levins 1968, Wiens 1976, 1977, Sousa 1984) ; « the behaviour of ecological systems is profoundly affected by random events » écrivait Holling (1973). L'hétérogénéité et la variabilité des milieux sont certainement une composante majeure et évolutivement prépondérante du déterminisme des distributions des organismes, de leurs interactions et de leurs adaptations. Certains biologistes leur accordent même plus d'importance qu'à d'autres facteurs comme la compétition qu'ils considèrent comme un mécanisme secondaire et sporadique dans le temps, ne se manifestant dans certains systèmes que lors de circonstances particulières plus ou moins accidentelles (Wiens 1977, Wiens & Rotenberry 1981).

Cette vision du fonctionnement des écosystèmes est assez nouvelle : à la stabilité présumée des communautés telle qu'elle dérive de la théorie de la niche, on substitue aujourd'hui des modèles de variabilité qui attribuent une importance croissante aux facteurs d'instabilité biotique et abiotique des milieux ; à l'étude stationnelle des communautés, on substitue l'étude régionale qui prend en compte les interactions entre communautés d'un même voisinage (Wiens 1976, 1977, Levin 1976, Mooney & Godron 1983).

Ce chapitre sera consacré à l'examen des causes et des conséquences sur les diversités biologiques du morcellement à grande échelle des aires de distribution. Il y a deux difficultés majeures pour étudier la variabilité des systèmes écologiques, cause de leur morcellement et des distributions en mosaïque qui en résultent. La première est celle des *échelles*. L'hétérogénéité existe à toutes les échelles du temps et de l'espace et elle est indissociable des organismes auxquels elle s'applique, tant il est vrai que les mécanismes de sélection des habitats et les processus de dispersion opèrent à des échelles singulières à chacun. La perception de l'hétérogénéité n'est pas la même suivant les espèces, comme le sanctionne le concept de « réponse au grain » de l'environnement qui fut initialement proposé par MacArthur & Levins (1964) et MacArthur & Pianka (1966) pour désigner aussi bien les relations entre la taille des taches de biotope et la mobilité des organismes que les différents types de réponses des organismes à un mélange hétérogène de ressources. Le fait que le concept de grain (ou de trame) s'applique à la fois aux caractères de l'environnement et à la perception qu'en ont les organismes montre que l'organisme et le biotope sont indissociables dans la définition du concept de mosaïque (Wiens 1976). Les espèces dont la distribution est de type « trame fine » (= *fine-grained*) exploitent une ressource proportionnellement à sa fréquence dans le milieu, tandis que les espèces dont la distribution est de type « trame grossière » (= *coarse-grained*) exer-



cent une sélection dans le choix des ressources en montrant une préférence pour certaines d'entre elles qui sont habituellement réparties de façon irrégulière dans l'espace. L'hétérogénéité ne se situe pas à la même échelle pour les unes et pour les autres. Par extension, certaines espèces de mammifères ou d'oiseaux ont une distribution à trame fine quand les différents individus de la population exploitent régulièrement les ressources uniformément distribuées d'un biotope homogène ; c'est le cas de beaucoup de passereaux territoriaux. Ils ont une distribution à trame grossière quand leur niche s'applique sur des biotopes différents distribués irrégulièrement comme c'est le cas de certaines espèces dites « de lisière ». La notion de grain et par conséquent de régime d'hétérogénéité sont totalement différents chez les uns et chez les autres, ce qui a beaucoup d'importance en biogéographie régionale.

La seconde difficulté est celle des causes de la variabilité qui diffèrent d'une échelle à l'autre. Ces causes peuvent être d'origine biologique : dans un biotope apparemment homogène, les mécanismes démographiques de recrutement, de croissance, de reproduction et de survie peuvent varier dans l'espace en réponse à une variabilité des ressources ou à celle de l'intensité des interactions biologiques, en particulier la compétition et la prédation. Des exemples de l'influence de ces facteurs biologiques ont été donnés dans le chapitre précédent : la dynamique spatio-temporelle des sous-populations de micromammifères étudiées par Delattre (1983) est un exemple typique parmi bien d'autres d'extinctions-recolonisations locales causées par cet élément de perturbation biologique qu'est la prédation par la Belette. Dans ce cas, la définition des distributions en mosaïque est très difficile puisque ces dernières ne sont pas visibles et ne peuvent être décelées que par des études fines de dynamique des populations. Mais les causes d'hétérogénéité peuvent aussi provenir de discontinuités dans la structure des biotopes qui sont eux-mêmes en mosaïque. Dans ce cas, la définition des compartiments de la mosaïque est théoriquement plus facile et doit permettre de conceptualiser les réponses des populations à ce compartimentage. J'aborderai plus particulièrement dans ce chapitre les causes physiques de l'hétérogénéité et de son maintien à l'échelle d'entités spatiales qui correspondent aux processus de dispersion des petits vertébrés.

Les questions qui vont se poser sont les suivantes :

- 1) quelle est la nature des événements qui produisent l'hétérogénéité ?
- 2) quelles sont les dimensions probables et l'abondance relative des différentes pièces d'une mosaïque de biotopes ?
- 3) quelle est la dynamique spatio-temporelle des différents compartiments d'une mosaïque de biotopes ?
- 4) quels sont les échanges d'organismes entre les différentes pièces de la mosaïque ?
- 5) quelles sont les dimensions minimales qu'une entité biogéographique régionale doit avoir pour garantir l'existence *simultanée* de tous les éléments de la mosaïque nécessaires à la survie de toutes les espèces que l'histoire lui a données ?

Toutes ces questions sont aujourd'hui abordées par une branche récente mais très active de la biogéographie écologique qui se réfère aux notions de « *patch dynamics* » et de « *landscape ecology* » ou écologie des paysages, un paysage étant « a kilometer-wide area where a cluster of interacting stands or ecotops is repeated ».

in similar form » (Forman & Godron 1981). Récemment, Blandin & Lamotte (1985) ont proposé le concept d'« écomplexe » qui correspond à peu près à la définition de Forman & Godron. En fait, l'écologie des paysages et celle des écomplexes se développent surtout dans une perspective d'*aménagement et de gestion d'écosystèmes artificialisés* tandis que j'aborderai la question plutôt sous l'angle du *fonctionnement de systèmes naturels à l'échelle de populations et de peuplements*. Mais les différences portent davantage sur les échelles, les méthodes et les niveaux d'intégration biologique que sur les concepts. Cette biogéographie en est encore à ses débuts ; les concepts ne manquent pas mais les exemples les illustrant sont encore rares. Un riche avenir lui est promis et son importance théorique et appliquée à la gestion et à la conservation de l'environnement est considérable.

### POPULATION, MÉTAPOPULATION, CONNECTIVITÉ

Une idée maîtresse quoiqu'assez nouvelle en biologie des populations, qui découle directement de la notion d'hétérogénéité spatio-temporelle, est que la présence d'une population dans un milieu donné n'est jamais un acquis définitif. En raison des changements d'origine biologique ou physique et des événements aléatoires qui affectent en permanence les milieux, toute population est en un endroit donné de l'espace et à un instant donné du temps en état d'équilibre plus ou moins stable (Connell & Sousa 1983). Son maintien sera un jour ou l'autre remis en cause par extinction locale compensée par une colonisation ailleurs. Les distributions des organismes présentent donc toujours des interruptions, des solutions de continuité, bref des « trous ». Quand on analyse les variations de densité d'un organisme entre biotopes différents, ou dans le même biotope mais sur plusieurs années, on présuppose que les différences observées sont liées à des variables mesurables de l'environnement et que la taille des populations est à un équilibre déterminé par les ressources locales. Ces présupposés sont implicites dans les analyses de corrélation entre distributions spatio-temporelles et caractères des biotopes dont on trouve de multiples exemples et références dans l'ouvrage de Ralph & Scott (1981). Mais bien des événements font que les distributions et abondances locales des populations ne sont pas une fonction simple et directe de la structure du biotope et de ses ressources : inertie des réponses démographiques, modification locale des coactions interspécifiques, variation stochastique de l'environnement, etc. (Wiens & Rotenberry 1981). L'analyse démographique à long terme des populations montre bien qu'il existe des fluctuations qui dépendent d'autres événements que la seule structure des milieux. Comme ces événements sont variables dans l'espace, les populations présentent des cinétiques démographiques différentes d'un endroit à l'autre, ce qui entraîne des échanges dont l'amplitude géographique dépend du rayon de dispersion des espèces comme l'ont montré Berndt & Sternberg (1968) sur trois espèces d'oiseaux présentant des degrés différents de philopatrie. De ce fait, les distributions et abondances locales ne sont pas indépendantes des conditions qui prévalent dans d'autres biotopes du voisinage, d'où l'idée d'une structuration des populations en sous-populations locales interconnectées par des échanges (fig. IV-1). Le concept de *métapopulation* (Levene 1953, Levins 1970, Gill 1978) sanctionne cette réalité. Une métapopulation est l'ensemble des sous-populations interconnectées d'un même voisinage dont certaines sont en déclin, voire s'éteignent localement et temporairement.

ment, tandis que d'autres sont démographiquement excédentaires et réalimentent les premières. La stabilité démographique de l'ensemble résiderait dans ce fonctionnement alternativement excédentaire et déficitaire de demeures locales. La figure IV-2 énumère de façon schématique les principaux facteurs qui conditionnent la dynamique spatio-temporelle des extinction-recolonisations locales. Cette dynamique résulte d'interactions entre les traits éco-démographiques des populations (colonne de gauche) et les caractères de structure des milieux (colonne de droite), lesquels comportent une composante biologique et une composante de structure des biotopes : superficie, degré d'isolement, longévité, prévisibilité, etc.

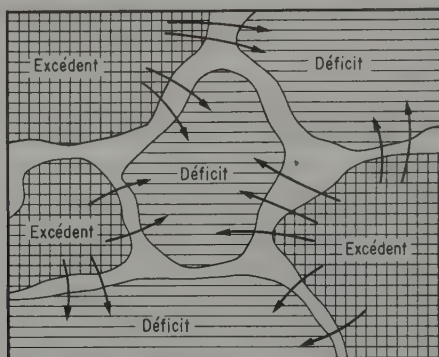


FIG. IV-1. — Schéma illustrant la structuration des populations en sous-populations d'un même voisinage. Certains « compartiments » peuvent être localement et temporairement excédentaires, ce qui conduit à une dispersion dans des compartiments localement et temporairement déficitaires où la population ne peut se maintenir sans immigration. Les densités de ces différentes sous-populations ne sont pas nécessairement corrélées avec les conditions locales d'habitat (d'après WIENS & ROTENBERRY 1981).

Un exemple concret illustrera ce concept de métapopulation. Merriam (1984) a étudié en termes d'extinction-recolonisation la dynamique spatio-temporelle de sous-populations du campagnol *Peromyscus leucopus* et du chipmunk *Tamias striatus* dans des petits bois isolés de 1 à 15 ha dispersés dans la campagne canadienne des environs d'Ottawa, ces petits bois étant les dernières miettes de la forêt feuillue qui fut progressivement défrichée et fragmentée depuis 200 ans. La période critique pour ces mammifères est la fin de l'hiver où les populations peuvent être réduites à 3 femelles de *Peromyscus* dans des bois de 2 à 6 ha et à moins de 3 femelles de *Tamias* dans des bois de 3 à 9 ha. Les probabilités d'extinction locale deviennent alors très fortes et Merriam en a relevé 3 sur 10 bois. Mais la recolonisation est rapide au printemps : à la suite de deux extinctions expérimentales, 11 *Tamias* ont recolonisé des bois de 6 ha en respectivement 24 et 53 jours. Ces recolonisations se sont faites à partir de populations plus ou moins grandes situées dans d'autres bois répartis sur une surface totale de 4 km<sup>2</sup>, ainsi que dans des lignes de clôture de quelques mètres de large plus ou moins envahies d'arbres et de buissons. Ces lignes jouent un rôle essentiel car c'est par elles que s'est faite la recolonisation. Ces observations montrent la réalité d'une fréquence élevée d'extinctions locales de sous-populations et l'existence de liaisons entre sous-populations isolées, l'ensemble de ces sous-populations constituant une métapopulation dont les éléments constitutifs sont reliés par un processus de *connectivité*. La connectivité est le processus par



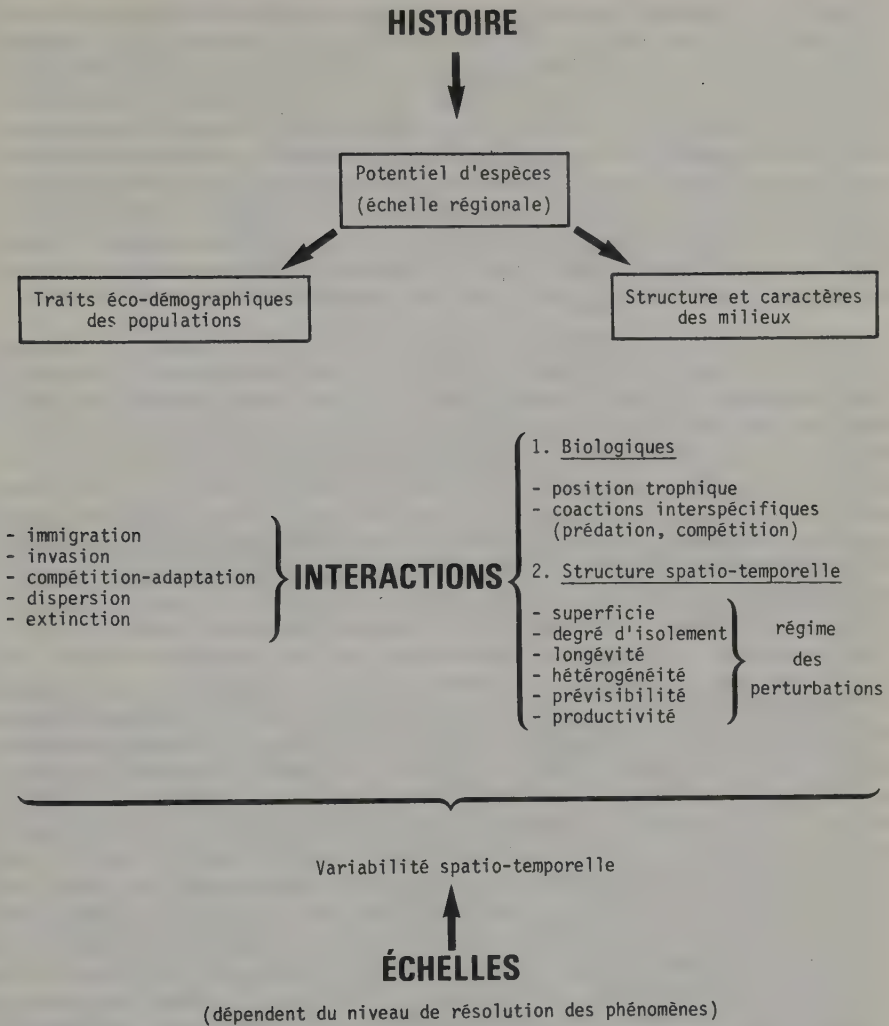


FIG. IV-2. — La dynamique spatio-temporelle des populations est déterminée par les interactions entre leurs traits éco-démographiques et les caractères des milieux (biologiques et physiques). Cette dynamique s'exerce sur un potentiel d'espèces légué par l'histoire ; elle dépend de l'échelle à laquelle les phénomènes sont appréhendés.

lequel différentes sous-populations sont inter-connectées pour former une unité démographique fonctionnelle (Merriam 1984). Bien entendu, cette notion n'a de sens que par rapport à l'organisme effectuant réellement le déplacement entre deux sous-populations. Une augmentation de la connectivité entre biotopes isolés doit diminuer la fréquence d'extinction. Pour le vérifier, Merriam a simulé les processus d'extinction-recolonisation de *Peromyscus* au moyen d'un modèle comportant 4 petits bois interconnectés de 11 façons différentes. L'histoire des populations fut simulée en introduisant dans le modèle les paramètres démographiques connus (taux

de dispersion, fécondité, mortalité, etc.) auxquels fut ajouté un effet aléatoire correspondant à un écart-type de 10 % de la valeur de ces paramètres. Les résultats montrèrent que 1) les petites populations ne parviennent jamais à s'accroître entre deux hivers, 2) il y a une relation directe entre les probabilités d'extinction et la taille de la population, 3) il existe une relation entre fréquence d'extinction et niveau de connectivité : les populations les plus abondantes survivent dans les biotopes les mieux interconnectés. Ces résultats expérimentaux furent confirmés par un retour sur le terrain : Merriam a confirmé que ce sont bien les populations les mieux connectées qui s'accroissent le plus vite, sont les plus abondantes à l'entrée de l'hiver et ont les plus faibles risques d'extinction. D'autres exemples similaires sur des petits mammifères ont été donnés par Anderson (1970) et States (1976).

Chez les oiseaux, les expériences de Krebs (1971) sur les échanges de Mésanges charbonnières *Parus major* entre la forêt et les haies environnantes illustrent le même phénomène. Un autre exemple, fourni par l'étude de la dynamique des populations de Mésanges dans le Mont-Ventoux, montre que le phénomène peut ne se révéler que sur le long terme à la faveur d'événements rares. La vague de froid de janvier 1985 en fut un. Une série de nichoirs artificiels fut disposée en 1975 dans une forêt mixte de conifères et de feuillus entre 850 m et 1 150 m d'altitude. Quatre espèces de Mésanges nichent dans cette forêt : deux, la Mésange noire *Parus ater* et la Mésange huppée *P. cristatus* sont particulièrement bien adaptées à ce genre de biotope (conifères d'altitude), une, la Mésange charbonnière *P. major* est une ubiquiste et la quatrième, la Mésange bleue *P. caeruleus* préfère les feuillus et les altitudes plus basses ; le biotope du Mont-Ventoux est donc marginal pour elle. Les effectifs des Mésanges huppée et charbonnière n'ont pas été affectés par la vague de froid de janvier 1985. Par contre, les courbes de la fig. IV-3 montrent que les abondances relatives des Mésanges noire et bleue sont parfaitement inversées : quand l'une est abondante, l'autre est rare et *vice versa*. L'interprétation qu'on peut donner est la suivante : ces deux Mésanges sont en compétition et la Bleue domine la Noire quand les conditions du milieu sont favorables à la première plusieurs années de suite. Les hivers ayant été assez cléments entre 1976 et 1984, on observe une diminution de la Noire, symétrique d'une augmentation de la Bleue. La situation a été renversée par la vague de froid de janvier 1985 qui a anéanti une partie de la population de la Mésange bleue pour qui ce biotope est marginal, et cet effondrement démographique a permis à la Mésange noire, qui est moins sensible aux perturbations climatiques, de reconquérir le terrain que la compétition avec la Bleue lui avait fait perdre. Un autre événement moins grave a eu lieu avant la saison de reproduction de 1980. Sa nature est encore inconnue mais il se traduit lui aussi par une inversion très suggestive des abondances relatives des deux espèces. Les variations d'effectifs provoquées par un événement aléatoire sur ces populations interactives s'accompagnent de déplacements d'individus à l'échelle du voisinage : émigration des Mésanges noires quand les Mésanges bleues dominent, immigration des Bleues quand les conditions redeviennent favorables après une dépression démographique.

Ces exemples montrent bien que les populations situées dans des biotopes géographiquement ou écologiquement marginaux, ou dans lesquels un événement exceptionnel les a déprimées ou anéanties, doivent leur survie à un afflux plus ou moins intermittent d'immigrants originaires de populations du voisinage. Cette notion selon laquelle les populations naturelles (= métapopulations) sont constituées de sous-populations interconnectées remet radicalement en cause bien des idées sur la

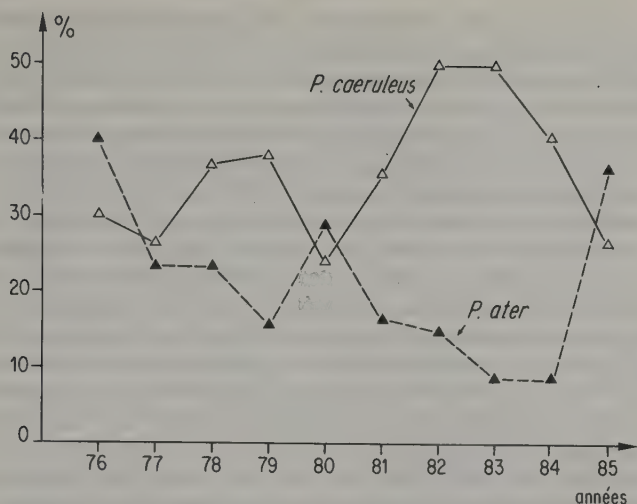


FIG. IV-3. — Proportions des Mésanges bleue *Parus caeruleus* et noire *P. ater* occupant les nichoirs dans la Cèdraie du Mont-Ventoux où cinq espèces les utilisent régulièrement. La symétrie presque parfaite des courbes montre que les deux espèces sont en compétition. La chute périodique des effectifs de la Mésange bleue est due à des accidents climatiques, cf. texte.

dynamique des populations, en particulier le dogme de la capacité biologique qui suppose implicitement que les populations sont en équilibre avec les ressources du milieu. Elle pose aussi le problème, sur lequel je reviendrai plus loin, de l'aire minimale nécessaires à la persistance d'une métapopulation en tant qu'unité démographique fonctionnelle. Combien de sous-populations, elles-mêmes représentées sous quels effectifs sont-elles nécessaires à la survie de l'ensemble ? ou encore, pour les espèces à trame grossière (*coarse-grained*), quel est le nombre de taches de biotope nécessaires au maintien du système, compte tenu des distances qui les séparent et de la configuration géographique de l'ensemble (Henderson *et al.* 1984, Lomnicki 1980) ? Envisagée du point de vue de la régulation des diversités à l'échelle régionale, la structure en métapopulation a une fonction stabilisante. En effet, l'hétérogénéité spatio-temporelle de populations fonctionnant de façon asynchrone diminue les risques d'extinction puisqu'il est improbable que toutes les sous-populations d'un même voisinage s'éteignent en même temps. Il y a là un facteur d'étalement des risques probablement favorisé par la sélection naturelle (den Boer 1968, Reddingius & den Boer 1970).

### Métapopulation et génétique des populations

D'un point de vue évolutif, le concept de métapopulation a d'importantes implications sur la structure génétique des populations. La ségrégation des individus dans différentes taches de biotope peut conduire à des systèmes génétiques associatifs locaux entretenant la variabilité génétique, voire le polymorphisme de la métapopulation dans son ensemble (Levene 1953, Levins & MacArthur 1966, Levins 1968, Maynard-Smith 1970). Dans la mesure où certaines structures génétiques sont favo-



risées dans certains types de microbiotopes, une spécialisation de l'habitat par les génotypes qui détiennent ces structures peut être favorisée par la sélection naturelle (Rosenzweig 1974), ce qui contribue à maintenir la variabilité génétique des espèces. Cela est particulièrement vrai pour les espèces dont la sélection de l'habitat est de type « *coarse-grained* ». Si les mécanismes de dispersion sont sélectionnés, non pas au niveau d'une population panmictique comme l'admettent les modèles classiques de génétique des populations, mais à celui des différents dèmes d'un même voisinage, qui constituent tous ensemble une métapopulation, l'unité fondamentale de l'évolution prendrait un autre visage. Tout comme la notion d'équilibre démographique est un mythe, ainsi en serait-il des équilibres génétiques des populations locales et panmictiques sur lesquels est basée la génétique des populations. L'interprétation du polymorphisme deviendrait à la fois plus simple et plus logique. Couvet *et al.* (1985) ont montré comment le dimorphisme des akènes de deux espèces de *Carduus*, dont certains sont ailés et d'autres non, est maintenu par deux pressions de sélection antagonistes qui s'exercent à l'échelle d'une métapopulation et qui correspondent à des stratégies de colonisation et de survie différentes selon l'hétérogénéité spatio-temporelle des milieux. Si la durée de vie moyenne des plantes est variable selon les milieux, il peut y avoir un état stable favorisant le dimorphisme des graines. Une des conséquences de ce dimorphisme peut être d'étaler les risques d'extinction sur plusieurs types de phénotypes, ce qui contribue à la stabilité des populations de type « *coarse-grained* » en réduisant les effets de la variabilité de l'environnement (Gillespie 1974).

Malheureusement, les études détaillées sur la structure démographique et génétique des populations locales sont encore très rares. De telles études qui nécessitent des mesures précises des mécanismes de dispersion et de la structure génétique des populations sont certainement l'un des enjeux de recherche les plus importants et les plus prometteurs pour les années à venir. A cette échelle de résolution des phénomènes, la biogéographie évolutive et les stratégies adaptatives se rejoignent car le problème des régulations à l'échelle régionale ne peut être résolu sans une connaissance approfondie des mécanismes de dispersion et d'échanges de gènes et de propagules à grande échelle. Cela pose le problème fondamental, mais encore très sous-exploré, de la dispersion comme l'atteste un symposium récent sur cette question chez les animaux (Swingland & Greenwood 1983).

## LES PERTURBATIONS SPONTANÉES EN MILIEU FORESTIER

A conditions homogènes de sol et de climat, l'hétérogénéité spatio-temporelle est créée par les perturbations. Une perturbation est un événement localisé et imprévisible qui endommage, déplace ou tue un ou plusieurs individus ou communautés, créant une occasion de colonisation pour de nouveaux organismes. On trouvera de bonnes synthèses sur les perturbations dans les travaux de Levin (1976), Pickett & Thompson (1978), White (1979), Whitmore (1975, 1978) et Sousa (1984). Les causes de perturbations sont multiples et s'appliquent à une infinité d'échelles. Elles peuvent être d'origine biologique : interactions compétitives entre plantes, prédation, effets de fousissement par les animaux, entretien plus ou moins durable de clairières par les Ongulés, dispersion directionnelle ou localisée de diaspores, etc. Mais elles

sont très souvent d'origine physique : vent, incendies, inondations, glissements de terrain, coulées de lave, vague de froid ou de sécheresse. Elles peuvent être exceptionnelles tant dans leur probabilité d'apparition que dans les dommages qu'elles causent, mais elles peuvent aussi avoir une fréquence élevée et plus ou moins prévisible. Toutes jouent en tout cas un rôle capital dans le déterminisme à grande échelle des distributions et dans les mécanismes d'extinction-recolonisation. L'observation attentive des forêts primaires révèle bien les stigmates des perturbations par le vent. Si l'on pouvait reproduire leur histoire sur un film ultra-ralenti, on verrait de façon spectaculaire comment se font et se défont dans le temps et dans l'espace des compartiments qui diffèrent les uns des autres par leur taille, leur âge, leur structure et leur composition. Cette structure en mosaïque n'est pas toujours perceptible dans les forêts d'Europe occidentale très remaniées et aménagées, mais elle apparaît nettement dans certaines forêts primaires d'Europe centrale, dans les Alpes dinariques (Tregubov 1941) ou dans la grande forêt de Bialowieza (Falinski 1978a, b). Elle est toujours très visible dans les forêts tropicales (Oldeman 1974, Whitmore 1975, 1978, Hartshorn 1978, Hallé *et al.* 1978, Foster 1980, etc.). Le moteur qui entretient cette hétérogénéité de structure, ce sont les perturbations naturelles et en particulier les chablis. Les différentes phases du cycle sylvigénétique qui se déroulent entre la perturbation et l'état de maturité forestière ont été l'objet de nombreuses études, tant en milieu tropical (Oldeman 1974, Wright 1974, Whitmore 1978, Hartshorn 1978, Hallé *et al.* 1978, Brokaw 1982, Riera 1986) qu'en milieu tempéré (Heinselman 1981, Horn 1974, 1976, Lorimer 1977, Pickett & Thompson 1978, Falinski 1978a, b, Burgess & Sharpe 1981, etc.).

### Agents de perturbation

**Chablis.** Ce sont les perturbations les plus régulières et les plus prévisibles parce qu'elles dépendent en grande partie de la démographie des arbres. Un très grand arbre devient vulnérable car il offre de la prise au vent et parce que l'âge entraîne un affaiblissement de son enracinement (Touzet 1983) : les chablis ont donc lieu selon une périodicité que l'on peut calculer et qui dépend de la durée de génération des arbres. Plus cette durée est courte, plus la périodicité des chablis sera grande. Elle est particulièrement élevée dans les forêts tropicales où le turnover démographique est rapide. En un an, Riera (1983) a dénombré 16 chablis sur 21,5 ha de forêt en Guyane, soit en moyenne 0,74 chablis/ha/an. Connaissant la fréquence et la superficie moyenne des chablis, on peut calculer la probabilité pour que tout point d'une forêt, toutes choses égales par ailleurs (histoire de la forêt, composition floristique, climat), soit affecté par un chablis. C'est ce qu'Hartshorn (1978) appelle le « turnover rate » ou période de rotation qui est la durée nécessaire pour que la totalité de la surface considérée ait été affectée par une perturbation (Sousa 1984). La proportion des chablis qui parsèment l'espace forestier réalise une maille qui est un attribut caractéristique de chaque forêt et en conditionne son fonctionnement. A Bialowieza, 12 % à 15 % de l'espace forestier sont couverts de chablis dont la récurrence au même endroit est de l'ordre de 100 à 200 ans (Falinski 1978b). Dans une forêt des Appalaches, la proportion de la voûte foliaire transformée en trouée chaque année est de l'ordre de 0,5 % à 2 %, ce qui correspond à une période de rotation de 50 à 200 ans (Sousa 1984), identique à celle de Bialowieza.

Quant aux surfaces concernées, elles dépendent du nombre et de la taille du ou

des arbres renversés en même temps. Dans les forêts tropicales humides, elles sont souvent de l'ordre de 700 à 1 000 m<sup>2</sup> (Brokaw 1982, Riera 1983). Les valeurs citées par Falinski (1978b) pour la forêt primaire de Bialowieza sont du même ordre de grandeur. Ce sont les plus grands chablis qui jouent le plus grand rôle dans la dynamique forestière (Whitmore 1978) car l'étendue des espaces mis à nu offre des possibilités de colonisation à davantage d'espèces qui participeront à des processus de succession plus complexes et moins rapides que dans le cas de petits chablis. La vitesse de fermeture varie d'un chablis à l'autre et, au sein d'un même chablis, du centre à la périphérie : quelques années pour certains volis (grosses branches cassées) à des durées beaucoup plus longues pour les grands chablis.

**Ouragans.** Les ouragans, tempêtes et tornades sont des événements plus rares que les chablis mais ils affectent des surfaces beaucoup plus grandes. Dans une pessière d'altitude du Jura suisse, une tornade a abattu en 40 minutes le 26 août 1971 130 000 à 150 000 m<sup>3</sup> de bois (Glavre & Magnenat 1984). Quant à la fameuse tempête du 6 au 8 novembre 1982, elle ravagea près de 10 millions de m<sup>3</sup> de bois en France, affectant 68 % des peuplements forestiers (Touzet 1983). Comme la résistance au vent est différente selon les essences, ces événements climatiques modifient la composition de la forêt : les conifères sont en moyenne plus fragiles que les feuillus, notamment l'Épicéa et le Pin sylvestre. En juillet 1984, 1 400 000 m<sup>3</sup> de Chênes et de Hêtres ont été abattus dans les Vosges (Bouvarel 1984). En réalité, le caractère exceptionnel de ces ouragans est très relatif car des vents de 100 km/h, vitesse qui commence à provoquer des dégâts, ont lieu au moins une fois tous les 15 ans en n'importe quel point du territoire français (Touzet 1983). Ce même auteur ajoute que tout peuplement forestier connaîtra au moins une tempête tous les 15 ans et que cette tempête sera « exceptionnelle » tous les 30 ans. En Allemagne, on a relevé sur 7 siècles une fréquence d'ouragans de l'ordre de 12 à 15 ans. En Bohême-Moravie plus de 61 millions de m<sup>3</sup> de bois, soit le tiers des possibilités en bois des forêts, ont été abattus par accidents brutaux entre 1963 et 1980 (Guillard 1983). Ramenée à l'échelle de recolonisation et de croissance de la végétation, la périodicité de ces événements est donc élevée. Ils entretiennent un état permanent d'hétérogénéité qui a de profondes répercussions sur la dynamique des espèces.

**Incendies.** Le feu est également un élément important de perturbation dont les causes et les conséquences ont été très étudiées (Kuhnoltz-Lordat 1938, Horn 1974, 1976, Pickett & Thompson 1978, Davis 1959, Eckels *et al.* 1981, Trabaud 1980, Sousa 1984, etc.). Dans beaucoup de régions, notamment dans les régions chaudes et sèches, la plupart des feux sont aujourd'hui d'origine humaine, ce qui complique leur étude en tant que facteur spontané de perturbation. Cependant leur périodicité sur de très longues durées peut être calculée grâce aux restes calcinés qui se sédimentent dans le sol (Thinon 1978) et les courbes d'inflammabilité proposées par Horn (1974) permettent de prédire une périodicité des incendies spontanés. Dans les forêts méditerranéennes, Le Houérou (1980) estime qu'à l'heure actuelle 5 % environ des incendies sont d'origine spontanée. Le Chaparral californien brûle en moyenne tous les 10 à 50 ans (Sousa 1984) et dans la forêt boréale de conifères, le feu est la cause principale de perturbation, chaque incendie affectant des superficies de 400 à 4 000 ha (Heinselman 1981, Sousa 1984). Loucks (1970) a montré que les Pins blancs d'Amérique du Nord ont une démographie adaptée à remplir les inter-



valles probables entre deux incendies consécutifs, ces intervalles étant de 100 à 130 ans.

**Sécheresse et froid.** Des accidents climatiques autres que le vent peuvent aussi être cause de perturbation. Les grandes sécheresses peuvent provoquer des mortalités massives : celle de 1976 a fait mourir 100 000 m<sup>3</sup> de sapins en Alsace (Bouvarel 1984). Quant aux grandes vagues de froid, elles ont de multiples effets : 1) éclatement des arbres, bris par le verglas (300 000 m<sup>3</sup> en 1979, Bouvarel 1984), 2) effets génétiques encore inconnus mais probablement importants par élimination des génotypes extrêmes, 3) effets démographiques par réduction des effectifs des populations et modification probable des structures d'âges (cf. plus haut l'exemple des Mésanges du Ventoux), 4) effets aréographiques. Ce dernier point est peut être le plus important. Il remet en place à l'intérieur de leur enveloppe historique de distribution des espèces qu'un cycle d'années favorables avait autorisé à s'étendre au-delà de leurs limites, peut-être d'ailleurs sous l'effet de fortes pressions de populations de sorte que les effets 3 et 4 sont liés. Colwell (1984) rapporte qu'une vague de froid exceptionnelle s'est abattue sur la Californie en 1972 tuant de nombreuses espèces exotiques, notamment des Eucalyptus centenaires. Les vagues de froid de 1956, 1963 et 1985 contribuent probablement à contenir l'extension géographique d'espèces méridionales comme la Cisticole *Cisticola juncidis* et la Bouscarle *Cettia cetti*.

\*  
\* \*

Dans chaque milieu, un grand nombre d'agents de perturbation opèrent plus ou moins indépendamment les uns des autres et définissent un régime global de perturbation qui lui est spécifique (Pickett & Thompson 1978, Sousa 1984). Ce régime détermine le nombre, la taille et la fréquence des compartiments de la mosaïque dont la structure dépend à son tour de la composition floristique, des densités de population, du pouvoir de dispersion des propagules et de la structure géométrique des essences végétales (Horn 1971, Levin 1976). Ce régime définit le cadre dans lequel se fait la dynamique des populations, notamment les processus d'extinction-recolonisation et de succession dans les zones perturbées. C'est aussi dans ce cadre, et sous les pressions de sélection qui lui sont associées, que se sont modelés les traits d'histoire naturelle des populations. Il est donc essentiel de connaître le régime de perturbation ou tout au moins de pouvoir le reconstituer pour comprendre les stratégies adaptatives des populations.

### Perturbations et sylviculture

Pour des raisons évidentes de gestion et d'économie, le sylviculteur redoute bien des caractères de la forêt naturelle : la diversité floristique complique la gestion, et bien des espèces n'ont pas d'intérêt économique ; on s'efforce de remplacer les espèces indigènes les plus fragiles par des arbres exotiques plus résistants (Douglas) ; on substitue aux feuillus des peuplements monospécifiques de résineux ; le bois mort est inutile, dangereux et favorise les insectes xylophages ; le chablis est ressenti comme un échec quand il concerne un bel arbre qui aurait dû être coupé plus tôt, et l'ouragan est une calamité dévastatrice contre laquelle on cherche à

mettre au point des mesures rendant les peuplements forestiers plus résistants aux grandes tempêtes (documents ENGREF consécutifs à la tempête de novembre 1982). L'histoire de la sylviculture est aussi celle d'une longue lutte contre la diversité de structure de la forêt et les causes de perturbation auxquelles elle est naturellement soumise.

Les coupes et les différentes techniques d'extraction du bois constituent cependant d'autres types de perturbation qui compensent partiellement la suppression des perturbations naturelles. En voici un exemple :

Dans les massifs forestiers de Bourgogne traités en futaie régulière, la récolte du bois se fait en deux temps : le forestier abat la plus grande partie des arbres quand ils ont atteint l'âge de 200 ans, mais il laisse pendant quelques années, avant de les abattre à leur tour, un certain nombre de porte-graines dont la fonction sera de réensemencer la parcelle, la régénération exigeant une certaine quantité de lumière qui est insuffisante dans la vieille futaie. Ce stade, dit de régénération, se traduit donc par la juxtaposition de stades pionniers (herbes, arbustes) et de vieux arbres. On peut imaginer que ce stade ressemble un peu à ce que devient la forêt après le passage d'un ouragan. Les travaux de Ferry & Frochot (1970, 1974 et *com. pers.*) permettent de mesurer l'impact de ces perturbations sur les oiseaux (fig. IV-4). On observe que sur les 45 espèces habitant l'ensemble des trois milieux (vieille futaie, futaie en régénération et jeune futaie), 8 espèces seulement habitent les trois, 18 se trouvent à la fois dans la vieille futaie et la régénération mais sont absentes de la jeune futaie, 10 se trouvent dans la jeune futaie et le stade de régénération, 2 n'habitent que la vieille futaie, 4 n'habitent que le stade de régénération et 4 enfin sont propres à la jeune futaie. C'est le stade de régénération qui est de loin le plus riche (40 espèces) parce que sa structure hétérogène, constituée d'une mosaïque de microbiotopes, convient à la majorité des espèces liées aux deux autres milieux. Tomialojc *et al.* (1984) ont également remarqué que dans les massifs forestiers exploités qui entourent la grande forêt de Białowieża, une fragmentation modérée de la forêt augmente les richesses. Ces exemples montrent, comme l'avait souligné Horn (1976), que des perturbations modérées augmentent les diversités. Le simple fait que certaines espèces n'habitent que le stade de régénération montre bien le rôle que jouent les perturbations dans le maintien des diversités spécifiques.

Une analyse critique de l'impact des pratiques sylvicoles sur l'organisation et le fonctionnement des écosystèmes sortirait du cadre de cet ouvrage, mais il faut bien reconnaître que les altérations (ce terme n'a rien de péjoratif ; il signifie « rendu autre ») du fonctionnement de la forêt rendent difficile la compréhension des phénomènes évolutifs. Comme l'avait souligné Lack (1965) en s'appuyant sur plusieurs exemples, il est extrêmement difficile et hasardeux d'interpréter la signification adaptative d'un comportement ou d'un trait démographique quand il est étudié dans des conditions de milieu d'où ont disparu les pressions de sélection qui l'ont modelé. De nombreuses transformations causées par l'homme sont trop récentes pour que les organismes aient eu le temps de développer des adaptations à ces changements. C'est pourquoi j'ai particulièrement insisté sur l'aspect spontané des perturbations, tant il est vrai que leur dynamique spatio-temporelle joue un rôle essentiel dans le déterminisme des distributions à l'échelle régionale.

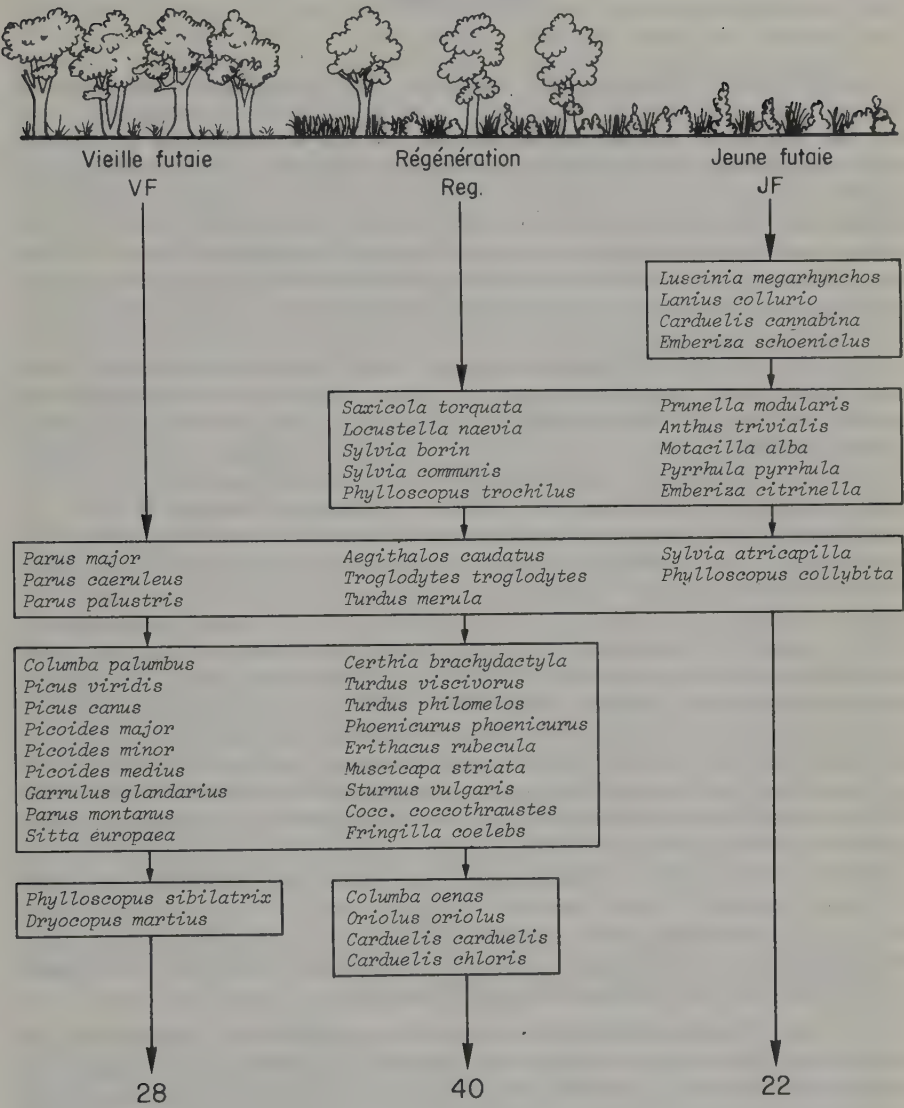


FIG. IV-4. — Conséquences du traitement forestier en futaie régulière avec stade transitoire de régénération sur la composition des peuplements d'oiseaux. Le biotope « régénération » comprend des éléments de structure de la jeune et de la vieille futaie, d'où l'enrichissement de ses peuplements dû à la perturbation causée par le forestier (d'après FERRY & FROCHOT 1974).



## PERTURBATIONS NATURELLES, SUCCESSIONS ÉCOLOGIQUES, MÉTACLIMAX

Les successions écologiques sont un thème favori en écologie mais elles ont davantage été étudiées sous l'angle de la transformation des communautés le long de la succession (modalités, vitesse, déterminisme du renouvellement des espèces) que d'un point de vue biogéographique envisageant leur fonction sur les diversités à l'échelle régionale. Une succession est définie comme « la séquence prévisible de colonisation et de remplacement d'espèces qui a lieu à la suite de la mise à nu d'un espace, cette séquence conduisant éventuellement au rétablissement de la communauté climacique » (Brown & Gibson 1983) ou comme « l'ensemble des processus par lesquels un écosystème naturellement ou artificiellement altéré ou détruit entreprend spontanément de se reconstituer pour recouvrer un état qui soit en quelque sorte un *fac simile* de l'état initial » (Blondel 1979). Ces définitions mettent davantage l'accent sur les changements temporels des espèces et des communautés en un endroit donné que sur l'aspect spatial du problème. La conception traditionnelle des successions développée par Clements (1916, 1936) puis reprise par Odum (1969, 1971) met l'accent sur les stades terminaux des successions appelés « climax » et les considère comme l'état normal du système. Assimilant les successions à des systèmes cybernétiques, Margalef (1968) établit des liaisons de type ontogénique entre sous-systèmes qui se remplacent dans le temps par transferts et accumulation d'information. Les stades pionniers puis transitoires sont envisagés comme les étapes nécessaires à ce retour au climax qui est considéré comme l'aboutissement d'un processus de cicatrisation d'une plaie accidentelle. D'où le vocabulaire utilisé par Odum qui parle de « stratégie du développement de l'écosystème », l'expression impliquant une notion d'optimisation d'un système qui s'auto-organise. Bien que critiquée depuis très longtemps par Gleason (1926) puis par Whittaker (1953), cette conception quelque peu téléologique a fait une longue carrière et a conduit à des généralisations souvent excessives qu'ont dénoncées Drury & Nisbet (1973), Horn (1974, 1976), Connell & Slatyer (1977) et West *et al.* (1981) entre autres. Une de ces généralisations est que la diversité spécifique à laquelle serait associée une certaine forme de stabilité augmente régulièrement du début à la fin des successions, ce que démentent beaucoup d'études comme l'a démontré May (1973) sur des bases théoriques. On trouvera dans Lepart & Escarré (1983) une synthèse critique de la notion de succession, son historique, les différentes méthodes d'étude et les différents modèles proposés pour rendre compte du phénomène.

A vrai dire plus personne ne croit vraiment aujourd'hui à la réalité d'un processus ontogénique dont la fonction biologique se réduirait à la cicatrisation d'une blessure accidentelle (Cottam 1981). Curieusement, alors que les mécanismes successionnels ont été très étudiés, ce n'est que depuis peu qu'on s'intéresse à la nature des événements qui déclenchent les successions secondaires et aux fonctions qu'elles peuvent avoir à l'échelle biogéographique régionale. Envisagé non plus seulement sur la seule échelle de changements dans le temps d'une communauté qui se transforme graduellement, mais sur une double échelle du temps et de l'espace, le phénomène successional prend une toute autre dimension. A l'échelle d'une région, par exemple celle d'un grand massif forestier, le régime spécifique de perturbations tel que l'ont défini Pickett & Thompson (1978) déclenche dans le temps et dans l'espace une série de successions locales dont chacune se déroule plus ou moins de

la même façon mais avec un certain décalage par rapport aux autres, ce décalage étant fonction de la date de la perturbation. Une vaste forêt est parsemée de successions localisées qui ne sont pas en phase, d'où une mosaïque de taches de biotopes d'âge et de structure différents mais complémentaires qui réalisent dans l'espace l'ensemble des stades successionnels obligés par lesquels passe chaque système local entre son « rajeunissement » par perturbation et l'état de maturité.

On peut s'intéresser localement à l'ensemble des espèces qui se succèdent dans le temps le long d'une même succession. Mais on peut aussi chercher à savoir ce que devient une population locale quand la dynamique de la succession rend le biotope impropre à sa survie. Dans ce cas, on se doit de prendre en considération d'autres successions identiques du voisinage mais asynchrones dans leur déroulement, parce que ce seront les stades convenables de ces autres successions que la population ou les propagules qui en sont issues iront coloniser pour survivre. D'où la tendance actuelle à privilégier l'étude des traits d'histoire naturelle qui expliquent les processus d'immigration, de colonisation, de compétition et d'extinction des systèmes populations-environnements, (Drury & Nisbert 1973, Horn 1974, Pickett 1976, Harper 1977, Connell & Slatyer 1977). La biologie des espèces que l'on trouve dans les stades pionniers, transitoires et terminaux des successions est largement conditionnée par le régime de perturbations dans lequel elles ont évolué. C'est ce régime qui, à l'échelle régionale, garantit le maintien des diversités biologiques (Blondel 1979). Dans les paysages forestiers d'Europe, les ornithologues ont fait de multiples études sur les successions d'oiseaux. Toutes ont montré trois choses : 1) quelle que soit la région considérée, de la Scandinavie à la Méditerranée, le nombre d'espèces d'un pool successional est toujours du même ordre de grandeur : 46 espèces en Bourgogne (Ferry & Frochot 1970), 48 en Provence (Blondel 1979), 42 en Corse (Blondel 1979), 49 dans les Albères (Prodon & Lebreton 1981), 49 en Finlande (Haapanen 1965, 1966), 54 en Pologne (Glowacinski 1975), etc. Cette constatation confirme au passage l'homogénéité des faunes sylvatiques d'Europe qui sont partout l'héritage d'une même histoire (cf. chap. II), 2) il y a un renouvellement complet des espèces entre le début et la fin des successions (sauf en Corse), ce qui prouve la nécessité de stades transitoires pour la survie de certaines espèces, 3) à l'échelle de l'Europe, le régime spontané de perturbation doit être assez homogène puisque les espèces et la dynamique de leur renouvellement sont les mêmes partout (Blondel 1979).

Dans une perspective de biogéographie, on pourrait substituer à la notion traditionnelle du « climax » le concept biologiquement plus réaliste de « métaclimax » qui introduit cette notion capitale de dynamique spatio-temporelle. Le métaclimax est l'ensemble des sous-systèmes successionnels déphasés les uns par rapport aux autres, mais tous également nécessaires au fonctionnement du système à l'échelle régionale. Le métaclimax est à l'environnement ce que la métapopulation est à l'ensemble des sous-populations interconnectées dans les différents biotopes de la mosaïque. Les deux concepts sont évidemment indissociables : l'existence de perturbations récurrentes mais spatio-temporellement imprévisibles produit une mosaïque d'unités de paysage à des stades variables de développement successional. La figure IV-5 illustre comment l'état d'un écosystème local oscille dans le temps entre différentes valeurs de diversité. Alors que traditionnellement, le « climax » était considéré comme l'état de diversité maximale (partie supérieure des courbes), le métaclimax englobe l'ensemble des courbes dont la dynamique est déterminée par les perturbations. Dans les régions où la forêt était le paysage normal avant que

l'homme ne la défriche, le maintien de grands blocs forestiers est donc très important, parce que les chances que tous les états des successions soient simultanément représentés à l'échelle régionale sont d'autant plus grandes que la forêt est plus vaste.

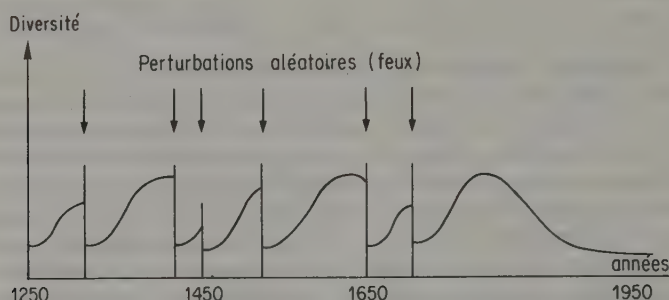


FIG. IV-5. — Réponse de l'écosystème à des perturbations aléatoires (incendies) dans les forêts du Wisconsin. La diversité de l'écosystème chute à chaque perturbation. L'ensemble des phénomènes de rajeunissement et de développement constitue un système stable sur le long terme (métaclimax). La suppression des feux par l'homme rompt cet équilibre et la diversité d'ensemble du système diminue (d'après LOUCKS 1970).

## PERTURBATIONS NATURELLES ET STRATÉGIES DÉMOGRAPHIQUES

L'hétérogénéité et la variabilité des milieux ont suscité des réponses adaptatives conférant aux populations des attributs spécifiques qui dépendent des habitats qu'elles sélectionnent. Ces attributs reflètent la structure en mosaïque et dans une certaine mesure la renforcent puisque les espèces seront soumises à des pressions de sélection qui favoriseront la colonisation des biotopes les plus favorables (espèces *coarse-grained*). La gamme des réponses des organismes aux structures en mosaïque créées par les perturbations est immense. Dans une grande forêt, les perturbations créent de place en place et de temps en temps, mais de façon imprévisible, des trouées dont la superficie est généralement faible par rapport à l'étendue de la forêt. On a donc côte à côte deux types de biotopes : la forêt et la clairière nouvellement créée. Quels sont les attributs de l'histoire naturelle qui favorisent la colonisation de ces deux types de milieux ? C'est un sujet très vaste qui sera repris au chap. V mais qu'il est bon d'évoquer ici, notamment sous l'angle des processus de dispersion (cf. Blondel 1979).

La clairière est un milieu nouveau, localisé et éphémère puisqu'un processus de succession se met en place. Comme la dynamique du système est d'autant plus rapide que ce dernier est plus jeune (Blondel 1979), la longévité des premiers stades est faible. Les candidats à sa colonisation auront d'autant plus de chances de réussir leur implantation qu'ils présenteront les caractères suivants (fig. IV-6).

1) **Une bonne aptitude à la dispersion** : seront favorisées les espèces qui peuvent se disperser rapidement, sur de grandes distances et dans toutes les directions. Il s'agit d'espèces dont la distribution est de type « maille grossière » (*coarse-grained*)



adaptées à coloniser des milieux improbables distribués en mosaïque. Les structures de dispersion de telles espèces sont efficaces comme on le verra dans le paragraphe suivant à propos des plantes. C'est pour ce type de milieu que les notions de connectivité entre biotopes isolés prennent toute leur importance. Les connections entre taches se font de façon très différente chez les plantes et chez les animaux. Les premières « arrosent » l'espace de graines : certaines tomberont par hasard sur un biotope favorable, tandis que les autres périront ou alimenteront une « banque de graines » qui restera en dormance tant que les conditions du milieu restent défavorables à leur germination, c'est-à-dire tant qu'une perturbation n'ouvre pas le milieu. Chez les animaux, surtout les vertébrés, la recherche de biotopes se fait de façon active au moyen d'une stratégie de vagabondage.

2) **Un potentiel de croissance élevé** leur permettant de remplir le plus rapidement possible le « vide écologique » créé par la perturbation, d'où l'optimisation des paramètres de fécondité et surtout la réduction de la période d'immaturité sexuelle. La production massive de propagules, dont l'espérance de vie de chacune est très faible, caractérise les populations d'un tel milieu. Leur temps de génération est bref et le renouvellement démographique très rapide.

3) **Des réserves de population** qui sont une sécurité pour pallier aux éventuelles périodes de pénurie dans le cas où de nouvelles conditions favorables tarderaient à se présenter. Chez les vertébrés, de telles réserves ne peuvent exister que si, à une échelle régionale, il subsiste toujours au moins une tache de biotope favorable, d'où la nécessité de vastes espaces sur lesquels le régime régional de perturbation puisse s'exercer. Chez les invertébrés, le problème de la survie par conditions défavorables est plus ou moins résolu par l'élaboration de structures de dormance qui peuvent fonctionner pendant des mois, voire plusieurs années. Le même mécanisme est réalisé encore plus efficacement par les graines qui peuvent conserver très longtemps leur pouvoir germinatif. Ødum (1965, 1969) a montré que des graines de *Chenopodium album* et de *Spergula arvensis* trouvées dans des dépôts archéologiques avaient conservé leur pouvoir germinatif au bout de 1 700 ans ! Ce sont les populations adaptées à ce genre de milieu qui ont le plus de chances de réaliser des métapopulations polymorphes pour certains caractères importants de leur survie comme la dispersion et l'aptitude à la germination, ce qui étale les risques d'extinction (Reddingius & den Boer 1970). Gadgil & Solbrig (1972) ont donné un bon exemple de polymorphisme de la fécondité en fonction de la prévisibilité du milieu chez le Pissenlit *Taraxacum officinale*. Les génotypes situés dans des milieux instables produisent plus de graines que ceux qui vivent dans des milieux plus stables.

4) **Un comportement efficace d'exploitation de ressources abondantes** mais localisées et éphémères. Ce type de distribution des ressources peut favoriser des structures particulières comme le gréganisme car l'avantage procuré par la défense d'un espace territorial individuel est beaucoup moins évident que lorsque les ressources sont uniformément réparties (Horn 1968, Wiens 1976). C'est pourquoi les espèces des milieux localisés, éphémères mais productifs sont souvent petites, grégaires, vagabondes, ce qui permet l'exploitation maximale de ressources passagères. Ce point a d'importantes implications pratiques : beaucoup de granivores, insectes, mammifères et oiseaux, ont évolué dans des milieux où la nourriture est distribuée par taches où elle est abondante mais imprévisible. Ces animaux vivent en dortoirs et colonies de reproduction parfois immenses d'où ils essaient en bandes pour s'alimenter. Plusieurs espèces d'oiseaux étaient ainsi préadaptées à devenir des rava-

geurs de récoltes : l'abondance et la prévisibilité de la nourriture que l'homme a offert à ces animaux en multipliant les cultures de graines, leur ont permis un formidable développement démographique dont un bon exemple est celui du Quéléa qui est devenu un véritable fléau dans les savanes d'Afrique (Ward 1965).

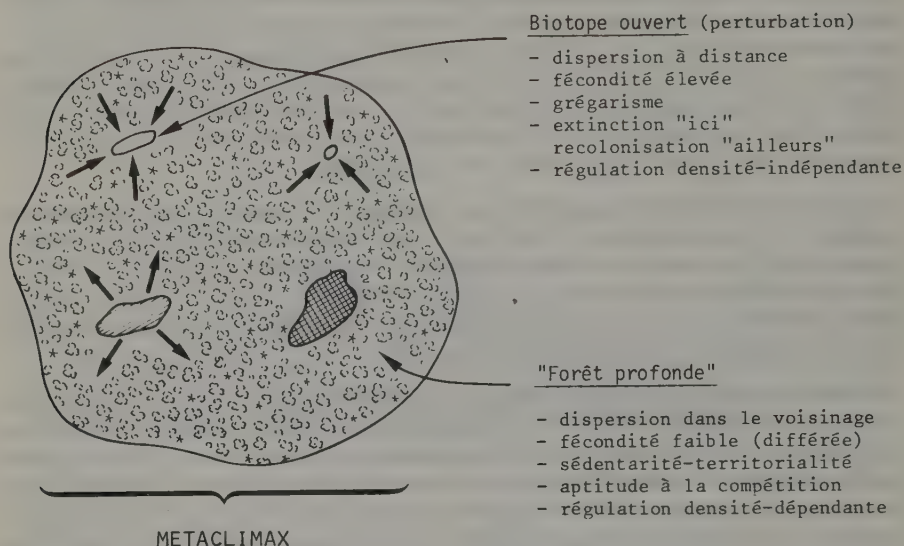


FIG. IV-6. — Caractères éco-démographiques des espèces « pionnières » adaptées à la colonisation de milieux récemment perturbés et des espèces de la « forêt profonde ». A l'échelle régionale, l'ensemble de ces milieux nécessaires à la survie de toutes les espèces constitue un métaclimax.

A l'inverse, dans la « forêt profonde » qui est durable et prévisible malgré tous les facteurs d'hétérogénéité cités plus haut, les ressources sont distribuées de façon plus régulière en quantité et en qualité. Sont avantagées les espèces qui présentent un profil éco-démographique en quelque sorte inverse du précédent. La dispersion à longue distance et le vagabondage sont moins nécessaires puisque le milieu est durable et étendu. Les populations sont davantage ancrées dans l'espace, donc sédentaires, et le comportement territorial permet de défendre des ressources distribuées de façon homogène et prévisible pour lesquelles il risque d'y avoir une forte compétition. La régulation démographique aura plus de chances d'être densité-dépendante, d'où un fléchissement de l'effort de reproduction au profit de l'amélioration de la survie individuelle et de l'aptitude à la compétition dans des environnements saturés. Bien des exemples de transplantation d'oiseaux montrent que les individus capturés sont immédiatement remplacés par d'autres (Wesolowski 1981, 1983), ce qui suggère une forte compétition pour l'espace. Les populations qui habitent de tels milieux doivent être soumises à des pressions de sélection favorisant la sédentarité, l'aptitude à la compétition, une faible fécondité compensée par une bonne survie individuelle, un allongement de la période d'immaturité sexuelle et éventuellement d'autres caractères tels que le développement du soin parental (cf. fig. IV-6).

C'est dans ce cadre théorique dont le cas de la forêt et des clairières est un

exemple parmi tant d'autres, qu'ont été réalisés d'innombrables travaux sur ce qu'il est convenu d'appeler les stratégies démographiques. Cette théorie s'applique aux systèmes population-environnement car chaque partie du tandem ne peut être dissociée de l'autre. Cette théorie associe les notions développées par Fisher (1930), Cody (1966), Williams (1966) et Levins (1968) de partage optimal des ressources entre les différents besoins de l'organisme, au concept de densité-dépendance qu'exprime le paramètre  $K$  introduit par MacArthur & Wilson (1967) dans leur modèle de génétique évolutive élaboré à propos de l'évolution des populations en milieu insulaire. L'idée d'une *sélection*, et non pas seulement d'une régulation démographique, dépendant de la densité a constitué une innovation capitale dans la construction d'une théorie des stratégies démographiques (Anderson 1971, Charlesworth 1971, Roughgarden 1971). Deux situations extrêmes sont reconnues : la sélection  $r$  qui caractérise les populations en extension dont la valeur sélective se mesure à leur aptitude à optimiser le paramètre malthusien  $r$ , et la sélection  $K$  qui caractérise les populations capables de perdurer dans des milieux où la compétition est sévère en optimisant leur propre survie par le développement de l'aptitude compétitive. L'effort de reproduction instantané est faible chez les espèces soumises à une sélection  $K$  mais leur longue espérance de vie leur permet de le différer dans le temps.

Ces deux stratégies caractérisent d'un côté le profil démographique des espèces colonisant des milieux écologiquement « vides » et de l'autre, celui des espèces vivant dans les milieux saturés en permanence, deux situations extrêmes qui n'existent évidemment pas dans la nature. On trouvera un exposé détaillé des stratégies démographiques dans les travaux de MacArthur & Wilson (1967), Pianka (1970), Wilson & Bossert (1971), Gadgil & Solbrig (1972), Harper (1977), Blondel (1979), Barbault (1981). Je reprendrai ce problème au Chapitre VI dans une perspective de biologie des populations qui nuance ce qu'a d'excessif aussi bien la bipolarité  $r - K$  que l'amalgame qu'on a fait autour de ce concept de nombreux caractères d'histoire naturelle des populations qui ne lui sont pas directement associés.

## RÉGULATION DES DIVERSITÉS A L'ÉCHELLE RÉGIONALE

La perturbation qui altère le biotope est le point de départ d'une série de processus qui commencent par la dispersion des propagules. De l'efficacité de cette dispersion dépend la survie des espèces puisque l'extinction « ici » doit être compensée par une colonisation « ailleurs ». Le problème est donc d'étudier la dynamique des processus d'extinction-colonisation, c'est-à-dire d'échange de propagules dans une mosaïque de biotopes. Chez la grande majorité des animaux, la dispersion est active puisqu'ils disposent d'organes de locomotion encore que bien des espèces soient transportées par le vent, l'eau ou d'autres organismes, ce qui est la règle chez la plupart des parasites. Chez les végétaux, la dispersion se fait habituellement de façon passive (sauf chez certaines espèces autochores comme les Genêts, les *Impatiens* ou la Cardamine) par l'intermédiaire de vecteurs mobiles qui sont soit physiques, soit biotiques. Le problème du déterminisme des distributions à l'échelle régionale sera abordé au moyen de deux études de cas, l'une sur la dispersion des



diaspores végétales, l'autre sur les distributions à grande échelle des oiseaux forestiers.

### Dispersion des diaspores végétales

#### Agents abiotiques de dispersion

Ce sont les deux fluides universels : l'eau et le vent. On dit que les végétaux adaptés à être dispersés par l'eau sont hydrochores et que ceux qui sont adaptés à être véhiculés par le vent sont anémochores. Le caractère fondamental de la dispersion par ces agents est d'être « aveugle » en ce sens que le processus est indépendant des caractères biologiques de l'endroit où tombe la graine. Il ne dépend dans le cas du vent que de sa force et de sa direction. La probabilité pour qu'une graine anémochore tombe au bon endroit et au bon moment est donc très faible. De telles graines ont donc avantage à être nombreuses et dotées de facultés de dormance prolongée. A l'échelle régionale d'une mosaïque de biotopes, les espèces présentant ce type de chorie « arrosent » la région d'un grand nombre de diaspores qui alimentent la banque de graines du sol. Si cet arrosage est suffisant pour couvrir toute la région et si la dormance des graines est très longue, il y aura de bonnes probabilités pour que lorsqu'une perturbation surviendra, créant des conditions favorables à la germination, des plantules issues de la banque de graines apparaissent et se développent. Si la dormance des diaspores est faible, la colonisation d'un biotope favorable brusquement créé par une perturbation restera possible si la pluie de graines est intense et permanente. Dans une analyse chiffrée sur la dispersion du Pin d'Alep, Acherar *et al.* (1984) ont montré que la plupart des diaspores, près de 97 %, tombent à moins de 25 m du porte-graines et sont d'ailleurs pour 91 % d'entre elles consommées par les oiseaux et les mammifères. Cette constatation semble contredire l'hypothèse d'une pluie de graines généralisée sur de vastes espaces. Mais ce qui compte pour la régénération à l'échelle régionale, ce sont les 3 % qui peuvent aller très loin et constituer un flux d'émigration à longue distance. Des distances de dispersion de plusieurs centaines de mètres à plusieurs km ont été notées pour des graines de *Pinus*, *Acer* et *Fraxinus* (Ridley 1930, van der Pijl 1972). Même si la fraction des graines qui se dispersent loin est minime, la probabilité que ce flux soit efficace pour la colonisation lointaine devient importante et certainement suffisante pour le renouvellement des générations, si l'on pondère ces quelques pour-cents annuels par la durée de vie féconde de l'arbre qui, dans le cas du Pin d'Alep, est de l'ordre de 140 ans (Nahal 1962). Génard & Lescourret (1984) ont calculé dans une pineraie de Pins à crochets de la forêt d'Osséja (Pyrénées) que sur 10 000 graines produites, 52 % sont victimes de prédation, 47 % ne germent pas et 1 % dans le meilleur des cas, et certaines années seulement, donnent des plantules viables au bout d'un an, ce qui correspond à une densité de 3 000 plants/ha/an. Or un Pin produit en moyenne 6 000 graines par an pendant 140 ans, soit 840 000 graines. Il suffit qu'une seule de ces graines réussisse sa germination puis sa croissance pour que la population se renouvelle.

Les stratégies de dispersion de ce type, particulièrement répandues chez les plantes herbacées pionnières, sont traditionnellement reconnues comme appartenant au type démographique *r* caractérisé par une grande fécondité, un bon pouvoir de dispersion et d'importantes réserves de population que matérialise pour beaucoup d'espèces la banque de graines stockées dans le sol. C'est une stratégie de disper-

sion de type *coarse-grained* réalisée par les espèces pionnières occupant les biotopes isolés et imprévisibles.

### Agents biotiques de dispersion

Ce sont les animaux. On parle d'exozoochorie quand les diaspores se fixent sur le corps de l'animal disperseur au moyen de dispositifs particuliers tels que crochets, vrilles, etc. (Bourdaine, *Stipa pennata*), d'endozoochorie quand la diaspora est avalée par l'animal qui « sèmera » ensuite la graine par défécation ou régurgitation, et de synzoochorie quand les diaspores sont emportées et cachées par l'animal dans le but d'être consommées ultérieurement. Les graines oubliées pourront éventuellement participer à la régénération. On ne parlera ici que des disperseurs vertébrés (oiseaux et mammifères) mais beaucoup d'insectes, en particulier les fourmis, participent aussi au processus.

D'un point de vue fonctionnel et évolutif, ce type de chorie présente par rapport à la dispersion anémochore deux caractères remarquables.

1) La dispersion est généralement orientée : si le biotope fréquenté par l'animal disperseur est le même ou ressemble fort à celui de la plante dispersée, la probabilité qu'aura la graine de participer à la régénération sera très élevée.

2) L'animal disperseur ne s'intéressera à la diaspora que si cette dernière lui apporte un avantage alimentaire. Deux cas de figure se présentent et correspondent à des stratégies bien précises : dans le premier, c'est la graine elle-même qui est consommée mais l'animal en disperse plus qu'il n'en consomme (synzoochorie) ; dans le second, la graine elle-même est protégée contre la destruction mécanique (bec, mâchoires) ou chimique (sucs digestifs) mais elle est emballée dans des tissus que le disperseur consomme. C'est la raison d'être des fruits dont le mésocarpe charnu et succulent (baies, drupes) est le prix, coûteux en énergie, que la plante doit payer à l'animal pour se faire disperser. Le système ne peut marcher que si chaque partenaire y trouve son compte : la plante nourrit l'animal qui, en retour, disperse ses graines. D'où l'idée qu'il s'agit d'une coévolution, donc d'un dispositif à bénéfices mutuels pour le disperseur et le dispersé, analogue à la coévolution entre animaux pollinisateurs et plantes pollinisées (Wheelwright & Orians 1982). Dans certains cas, les animaux présentent dans leur morphologie, leur anatomie et leur comportement, des caractères qui favorisent la dispersion de propagules dont la forme et la structure coïncident parfaitement avec ces caractères. Lorsque ces cas sont prouvés, on peut vraiment parler de coadaptation, au sens évolutif du terme, c'est-à-dire d'« évolution de deux ou plusieurs taxons liés par des relations écologiques étroites mais isolés génétiquement. Ces taxons exercent entre eux des pressions de sélection telles que l'évolution de chacun dépend partiellement de celle des autres » (Ehrlich & Raven 1965). Tout le problème est d'identifier chez les deux partenaires du système les caractères dont la complémentarité fonctionnelle permet de définir un « syndrome de coadaptation ». L'existence de véritables coadaptations pose alors le problème de la « légitimité », au sens évolutif du terme, de la consommation d'une diaspora par son agent de dispersion (Snow 1971).

Contrairement au mode anémochore, les graines produites par chaque individu sont beaucoup moins nombreuses, car chacune est plus coûteuse à produire et certaines sont des structures extraordinairement sophistiquées, mais leur mode privilégié de dispersion les rend statistiquement plus efficaces.

D'innombrables travaux ont été consacrés à ce problème fondamental des relations de coadaptation entre plantes et animaux qui les dispersent. Quelques références parmi bien d'autres sont par exemple les travaux de Molinier & Muller (1939), Ferry (1960, 1984), Turcek (1961, 1972), Snow (1971, 1976), Escarré (1979), Charles-Dominique *et al.* (1981), Sorensen (1981), Debussche *et al.* (1982), Ferry & Frochot (1982), Howe & Smallwood (1982), de Foresta *et al.* (1984), Herrera (1984a, b), Gautier-Hion (1984), Gautier-Hion *et al.* (1985).

### *Dispersion par endozoochorie*

L'endozoochorie est particulièrement répandue dans les régions tempérées et tropicales. Dans les premières il s'agit presque toujours d'un phénomène statistique en ce sens que de nombreuses espèces de plantes sont potentiellement dispersées par de nombreuses espèces d'animaux. De ce fait, même si les partenaires végétaux et animaux sont bien identifiés, les mécanismes proprement dits de dispersion et la participation des différentes espèces au processus sont difficiles à étudier et surtout à chiffrer. On ne peut habituellement les exprimer qu'en termes de probabilités.

Quelques généralisations permettent de situer le problème.

1) Contrairement à l'anémochorie et parce que la dispersion est orientée, le nombre de graines dispersées en fonction de la distance au porte-graines ne suit pas une exponentielle décroissante mais présente des zones privilégiées qui, en raison de leur structure et de leur composition floristique, attirent les oiseaux qui les fréquentent de préférence (Debussche *et al.* 1982). Ce sont des « foyers de recrutement » (MacDonnel & Stiles 1983) concrètement représentés par des perchoirs et abris contre les prédateurs. On peut trouver sous de tels abris et perchoirs une grande diversité de plantules d'espèces ornithochores (Debussche *et al.* 1982, Escarré 1979, Ridley 1930). Les vergers abandonnés en sont un bon exemple. Ces zones sont des points d'ancrage qui facilitent et accélèrent la recolonisation d'un biotope, laquelle sera d'autant plus rapide que les biotopes à recoloniser seront plus exigus, interconnectés les uns avec les autres et proches d'une source de diaspores. C'est un problème de connectivité (Merriam 1984).

2) Les théories concernant la dispersion par les frugivores mettent l'accent sur la qualité de la dispersion supposée meilleure quand l'oiseau ou le mammifère est strictement frugivore que lorsque le régime est mixte. D'après MacKey (1975) et Howe & Estabrook (1977) un tel régime favorise le développement de structures élaborées de protection de la graine et de systèmes d'attraction qui multiplient les chances de dispersion. De plus, les risques de prédation à l'encontre des oiseaux disperseurs sont diminués si l'oiseau fait des visites courtes mais répétées à la plante dont il consomme les diaspores. Ce facteur multiplie les navettes entre l'arbre pourvoyeur et l'abri protecteur où il mangera tranquillement, ce qui augmente le taux de dispersion (Howe 1979, Herrera & Jordano 1981). Pratt & Stiles (1983) ont montré que l'efficacité de la dispersion des graines par des pigeons et oiseaux de paradis de Nouvelle Guinée est d'autant meilleure que la fréquence des visites est plus grande et que les oiseaux sont monophages.

Il existe toute une gamme de stratégies réalisées par les végétaux en fonction des disperseurs auxquels ils s'adressent. D'un côté, il y a les plantes qui produisent beaucoup de petits fruits peu nutritifs qui attirent une gamme étendue de disper-



seurs généralistes et polyphages par nécessité quand les fruits sont saisonniers (régions tempérées). Dans les vergers abandonnés du Midi de la France qui sont des biotopes à recoloniser par les végétaux spontanés du voisinage, 41 espèces de plantes à fruits charnus sont dispersées par au moins 9 espèces d'oiseaux (Debussche *et al.* 1982). Debussche & Isenmann (1983) ont montré que la Fauvette mélanocéphale *Sylvia melanocephala* participe activement à la dispersion de 24 espèces ornithochores. Sous les latitudes tempérées où les fruits n'existent qu'une partie de l'année, les oiseaux ne sont que temporairement frugivores. A l'automne, les baies de nos régions sont pauvres en protéines et en lipides mais riches en sucres, ce qui permet aux oiseaux de préparer les réserves de glycogène en vue de leur migration (Blondel 1969). Plus d'une vingtaine d'espèces de migrateurs transsahariens participent ainsi à la dispersion des diaspores lors de leurs migrations d'automne. Ce synchronisme entre période de fructification et présence des animaux disperseurs a été souligné par Blondel (1969, 1979), Snow (1971), Thompson & Willson (1978), Stiles (1980) et Debussche *et al.* (1982). A l'autre extrême, certaines plantes produisent peu de fruits mais des fruits gros et très énergétiques qui présentent toute la gamme des éléments nutritifs nécessaires à l'alimentation de l'oiseau ou du mammifère disperseur. Ces fruits s'adressent à des frugivores stricts hautement spécialisés, parce que le même type de nourriture est disponible toute l'année (MacKey 1975, Wheelwright & Orians 1982). Cette situation se rencontre surtout dans les régions tropicales et concerne de nombreuses espèces d'oiseaux et de Chauve-souris. Bien que dans ces milieux où des fruits sont disponibles toute l'année une même diaspore puisse être dispersée par de nombreuses espèces (Willis 1966, Diamond & Terborgh 1976, Haverschmidt 1971, MacDiarmid *et al.* 1977, Gautier-Hion *et al.* 1985) les conditions de stabilité éco-climatique sont réunies pour que des mécanismes coadaptatifs très sophistiqués aient pu se développer. Plusieurs exemples sont fournis par les familles des Cotingidés, Pipridés, Steatornithidés qui sont des frugivores stricts (Snow 1976).

3) Les distances parcourues par l'oiseau qui emporte un fruit dont il éliminera la graine après avoir digéré la pulpe est un paramètre très important dans la dynamique des distributions de la végétation ornithochore à l'échelle régionale. On a souvent écrit que les colonisations de plantes à grande distance étaient le fait d'oiseaux migrateurs. En réalité, de tels transports doivent être assez exceptionnels ; ils concernent probablement davantage des graines collées par hasard au plumage que des graines qui passent par le tractus digestif. Quand un oiseau fait une navette régulière entre l'arbre producteur et l'endroit où il consomme le fruit et dépose la graine, les distances doivent être de l'ordre de la centaine de mètres (Howe 1977, Debussche *et al.* 1982). De telles distances, qui cadrent bien avec les échelles auxquelles opèrent les processus de distribution au niveau régional, correspondent à la vitesse du transit intestinal qui est assez rapide, par exemple 29 minutes chez *Phainopepla nitens* (Walsberg 1975), 35 à 60 mn pour *Dicaeus hirundinaceum* et 30 à 80 mn pour *Zosterops lateralis* (Keast 1958). De telles vitesses ne permettent pas aux oiseaux de franchir de grandes distances entre le prélèvement du fruit et le dépôt de la graine. Le rayon d'action des oiseaux frugivores doit donc, dans la majorité des cas, être de l'ordre de grandeur nécessaire aux processus de colonisation à l'intérieur d'une mosaïque de biotopes au sein d'une même entité biogéographique régionale.

4) Des caractères morphologiques et structuraux des diaspores endozoochores

favorisent leur attraction par les vertébrés disperseurs (Snow 1971, Howe & Primack 1975, MacKey 1975, Howe 1977, Howe & Estabrook 1977, Ferry 1984). Ces attributs sont l'accessibilité (les fruits doivent être « généreusement offerts » aux animaux), leur couleur (oiseaux), leur parfum (mammifères) et leur valeur nutritive qui doit être complète pour les frugivores stricts. Dans bien des cas, la phénologie de la fructification présente des particularités qui favorisent la dispersion : les durées de fructification, leur asynchronisme entre différentes espèces et la gamme des couleurs laissent supposer l'existence d'une compétition entre plantes pour leur dispersion (Howe & Estabrook 1977). Sur l'île de Trinidad, l'échelonnement de la fructification de vingt espèces du genre *Miconia* est considéré par Snow (1976) comme une conséquence de la compétition entre espèces végétales qui augmente les chances que leurs fruits soient dispersés.

### *Dispersion par synzoochorie*

Ce type de dispersion est habituellement lié aux climats contrastés à longue saison défavorable : l'animal stocke des graines dans des cachettes disséminées sur son territoire et il les consommera ultérieurement pendant la mauvaise saison. Les plantes synzoochores ont passé un autre « contrat » avec l'animal disperseur : les diaspores sont généralement grosses, riches en éléments nutritifs et résistantes. Contrairement aux diaspores endozoochores qui sont « prévues » pour être consommées dès leur maturité, celles-là doivent pouvoir se conserver longtemps ; ce sont les fruits secs (amandes, noix, noisettes). La dispersion repose ici sur le principe de l'oubli ou du décès : c'est la fraction non consommée des graines qui assure la régénération de la plante. Dans nos régions, les Sittelles *Sitta europaea*, les Mésanges *Parus* spp. (Haf-torn 1953-1956) et de nombreux corvidés (Turcek & Kelso 1968) pratiquent couramment ce comportement. Le cas du Casse-noix *Nucifraga caryocatactes* a été particulièrement étudié dans ses relations avec le Noisetier par Swanberg (1951) et avec l'Arolle *Pinus cembra* par Crocq (1978).

Grand passereau de la famille des Corvidés, le Casse-noix est étroitement adapté à la consommation des graines d'Arolle et les aires de distribution de l'arbre et de l'oiseau coïncident parfaitement bien que l'oiseau puisse aussi se nourrir de noisettes et de graines d'Épicéa. Du mois d'août à la fin octobre, le Casse-noix passe le plus clair de son temps à récolter les graines d'Arolle qu'il enfouit à quelques centimètres sous terre par petits paquets d'une dizaine. Toute la production (400 000 graines/ha) est ainsi stockée dans ces caches disséminées sur le territoire de l'oiseau. C'est de ces provisions et d'elles seules que le Casse-noix vivra pendant tout l'hiver à raison de 100 graines/jour, soit une dizaine de caches. La quantité de graines cachées lui permet même de faire la soudure avec la récolte de l'année suivante. Crocq a calculé qu'en moyenne 20 % à 30 % des caches sont oubliées. C'est sur ce pourcentage de caches non exploitées que repose la stratégie de dispersion de l'arbre. De fait, on remarque que la régénération de ce Pin se fait toujours par petits bouquets de 3 à 10 brins, ce qui correspond bien au contenu d'une cache. Les mélèzeins des Alpes du Sud sont actuellement colonisés par l'Arolle qui regagne du terrain depuis que le système traditionnel d'exploitation de ces forêts est plus ou moins abandonné. On rencontre de nombreux jeunes Pins qui poussent par bouquets au pied des vieux Mélèzes. Ils ont tous été plantés par le Casse-noix. Le syndrome de coadaptation est remarquable. Chez le Pin, les cônes sont indéhiscent et sécheraient sur l'arbre s'ils n'étaient arrachés par un animal. De plus, à l'inverse des autres Pins qui sont anémochores, les graines sont dépourvues d'ailettes mais

entourées d'une coque qui protège la graine quand elle est enterrée. Cet enfouissement est une nécessité car la graine meurt si elle est exposée à la dessiccation et au gel. La maturité a lieu à l'automne et non pas au printemps comme chez les autres conifères. Enfin, les graines sont concentrées à 50 % de lipides et l'oiseau y trouve la totalité des éléments nutritifs dont il a besoin. Du côté de l'oiseau, des particularités anatomiques, morphologiques et comportementales lui permettent de travailler avec une étonnante efficacité : l'oiseau possède une poche sublinguale où il entasse les graines pour aller les cacher, une langue rétractile et un puissant bec en coin à bords tranchants pour fendre les cônes sur des enclumes. Les adaptations les plus remarquables sont évidemment d'ordre écologique et éthologique et concernent les comportements de récolte, de stockage puis d'exploitation méthodique des caches même quand il y a 50 cm de neige. Jadis, le Casse-noix était classé nuisible et on considérait que l'Arolle était une plante « barochore », la régénération se faisant simplement par la chute et l'éventuel déplacement des graines sous l'effet de leur propre poids. Comment dans de telles conditions, l'aire de distribution des plantes barochores en pays de montagne ne glisse-t-elle pas vers l'aval entraînant à terme leur extinction ? Le maintien de l'aire de distribution de l'Arolle exige qu'une partie des diaspores monte en altitude, ce qui ne peut être réalisé que par l'intervention d'un animal. C'est le Casse-noix qui fait ce travail et c'est lui qui fournit l'explication des positions parfois acrobatiques des Arolles encastrées dans les rochers escarpés à la limite supérieure de la forêt. A vrai dire, la barochorie *sensu stricto* n'existe probablement pas ; ce terme ne fait que masquer l'ignorance qu'on a des processus de dispersion.

\*  
\* \*

Les démonstrations de véritables coadaptations au sens évolutif du terme sont peu nombreuses si l'on excepte quelques cas comme ceux du système Casse-noix-Arolle ainsi que certains exemples d'endozoochorie en milieu tropical cités par Snow (1976). La mise en évidence de tels syndromes est particulièrement difficile quand le système est multispécifique et concerne de nombreuses espèces animales collectivement impliquées dans la dispersion de nombreuses espèces végétales. Quoi qu'il en soit, on peut penser que le phénomène est bien réel et résulte d'une longue évolution entre ces deux composantes des communautés dans lesquelles les organismes ont eu le temps de développer des coactions. Ferry (1960, 1984) a proposé le terme de « phytosporie » pour désigner la faculté des animaux à disperser les diaspores végétales (le phénomène est vu sous l'angle des animaux alors que la zoochorie le voit sous celui des plantes). La phytosporie est certainement une fonction primordiale des écosystèmes qui fut longtemps sous-estimée par les botanistes et les forestiers. Sa fonction est de maintenir la diversité des espèces, tant animales que végétales, à l'échelle régionale en fournissant aux propagules les moyens de se disperser.

Les accrues dans les friches sont un bon exemple de la capacité qu'ont les communautés de se déplacer grâce à la fonction de dispersion (Ferry 1984). L'implantation de la forêt dans ces accrues se fait en trois temps. Dans un premier temps arrivent les plantes anémochores : après la tornade qui ravagea en 1971 plusieurs dizaines d'ha dans une pessière du Jura suisse, Glayre & Magnenat (1984) notèrent une colonisation massive par des *Épilobes*, *Acer*, *Salix*. Ces plantes, et notamment



les arbres, constituent des points d'ancrage sur lesquels s'appuient les oiseaux qui assurent la seconde vague de colonisation par des essences endozoochores comme *Sorbus aucuparia*, *S. aria*, *Lonicera*, *Ribes*, *Rubus*. Le cortège d'oiseaux qui caractérise ces milieux comporte des espèces des buissons ou des lisières comme le Pipit des arbres *Anthus trivialis*, la Fauvette à tête noire *Sylvia atricapilla*, le Pouillot véloce *Phylloscopus collybita*, la Linotte *Carduelis cannabina*, la Fauvette des jardins *S. borin* et le Bruant jaune *Emberiza citrinella*, dont plusieurs sont d'actifs disperseurs de diaspores végétales. Puis la troisième vague sera encore assurée par des oiseaux : c'est alors que les espèces zynzoochores, espèces franchement forestières, entreront en action en plantant les arbres de la forêt profonde comme les Hêtres et les Chênes. Si le processus est spectaculaire au niveau des accrues forestières, il est continuellement en action au sein de la forêt dont il assure la diversité floristique et garantit la recolonisation permanente des clairs créés par les perturbations.

Les différentes vagues de colonisation des espèces végétales correspondent très exactement à ce que les naturalistes ont constaté depuis longtemps le long des successions écologiques. Une mosaïque de biotopes soumise à un régime donné de per-

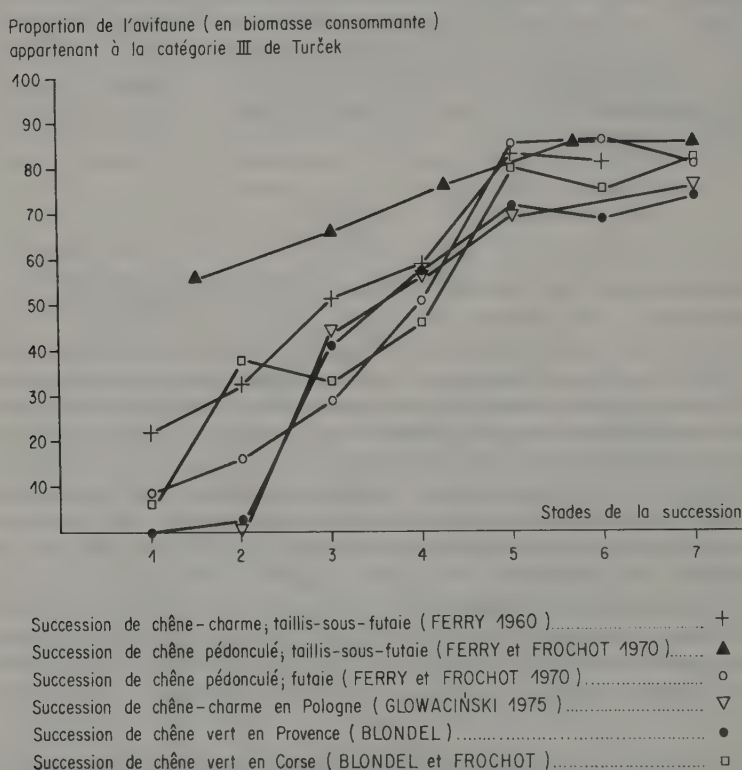


FIG. IV-7. — Progression de la « phytosporie » de l'avifaune le long de six successions écologiques forestières dont le 7<sup>e</sup> stade correspond à la forêt mûre. La catégorie III de Turček (1961) comprend les oiseaux grands consommateurs de diaspores végétales charnues qu'ils dispersent. Noter la similitude du processus à l'échelle de l'Europe, cf. texte (BLONDEL 1979).

turbations n'est autre qu'un ensemble de stades successionnels d'âge variable. Or, le long des successions que le biologiste reconstitue en juxtaposant conventionnellement une série de biotopes qu'il puise dans la mosaïque en fonction de leur âge, on retrouve la même évolution des types de chorie que celle qui fut décrite pour les accrues (fig. IV-7).

A une autre échelle du temps et de l'espace, la phytosporie permet les modifications d'aires de distribution en fonction d'événements climatiques majeurs tels les changements de paysages provoqués par les glaciations. La reconquête de l'Europe moyenne par la forêt de feuillus au postglaciaire n'a été possible que parce qu'au sein de la forêt il existe un cortège d'animaux qui la déplace. Ces deux partenaires coadaptés et indissociables que sont les faunes et les flores sylvatiques constituent ensemble « la forêt » qui se déplace par phytosporie. Quand la hêtraie est remontée du sud de l'Europe à la Scandinavie au postglaciaire, elle l'a fait en moins de 3 000 ans, c'est-à-dire à une vitesse moyenne de 300 m par an (Moreau 1954). Cette progression a été possible parce que le climat s'améliorait certes, mais aussi parce que la zone de combat était continuellement repoussée vers le nord par les accrues créées par les Mésanges, Sittelles et Corvidés (Ferry & Frochot 1982).

D'un point de vue évolutif ces coadaptations posent de nombreux problèmes abordés par Ferry (1984). Les coadaptations sont d'autant plus étroites et efficaces que les deux partenaires ont cohabité plus longtemps dans des milieux stables. Il existe des cas où les syndromes d'adaptation entre plantes et animaux s'ajustent parfaitement, c'est-à-dire que les deux partenaires ne peuvent plus vivre l'un sans l'autre : cas d'endozoochorie dans les forêts tropicales, cas de synzoochorie dans certains milieux contrastés. Ce phénomène illustre la notion que des coactions interspécifiques initialement simples et négatives pour une des parties (prédation) se sont transformées par coévolution pour devenir de plus en plus complexes et bénéfiques pour les deux (Odum 1971).

Bien des recherches restent à faire dans ce domaine de l'écologie et de la biogéographie évolutive à l'échelle des communautés. C'est tout le problème de la régulation des diversités à l'échelle régionale qui est posé. La complexité de ces interactions interspécifiques qui sous-tendent le fonctionnement des communautés est particulièrement élevée dans les milieux tropicaux humides. Dans de tels milieux, les diversités spécifiques sont considérables mais les densités de population faibles, ce qui complique la nature des interactions comme Gilbert (1980) l'a bien montré à propos du tissu de relations qui s'établissent entre les plantes et les animaux qui les pollinisent et les dispersent. Inutile d'insister sur les problèmes concrets d'aménagement, de gestion et de conservation que ces processus soulèvent (cf. Soulé & Wilcox 1980).

### **Peuplements d'oiseaux forestiers**

La grande majorité des oiseaux terrestres d'Europe sont forestiers (Chap. II). A l'Atlantique (5000-7500 BP), les paysages de plaine et de moyenne montagne d'Europe étaient recouverts d'un manteau forestier localement interrompu par des accidents topographiques, des rivières, etc. et maintenu hétérogène dans sa structure par les perturbations. Les déboisements opérés par l'homme commencèrent dès la fin de l'Atlantique (Peterken 1971, Pons 1981) et, mises à part quelques périodes de

répét, se poursuivirent jusqu'à nos jours. La Grande-Bretagne était encore boisée à 60 % il y a 2 000 ans ; elle ne l'est plus qu'à 6 % aujourd'hui (Simms 1971, Fuller 1983) sous forme de petits lambeaux épars. L'Irlande, qui n'était jadis qu'une vaste forêt de feuillus, ne compte plus que trois petits bois de plus de 100 ha et quelques miettes de moins de 1 ha, le tout ne couvrant que 0,77 % du territoire (Wilson 1977). La situation est meilleure en Europe continentale et notamment en France où près du quart du territoire est boisé.

L'état de beaucoup de forêts d'Europe occidentale pose à l'évidence d'intéressantes questions de biologie évolutive. Outre le problème de la réduction et de la fragmentation des surfaces forestières, les « perturbations » provoquées par l'homme quand il extrait du bois sont très différentes des perturbations naturelles, ce qui ne veut pas dire pour autant qu'elles soient toutes négatives comme on l'a vu plus haut. Compte tenu de tous ces changements et sans même parler d'autres altérations (introductions d'espèces, substitutions, monocultures, pollutions, etc.), il est essentiel de pouvoir revenir aux sources et se référer aux quelques témoins qui subsistent encore pour comprendre le fonctionnement de la forêt primaire, flores et faunes associées. Il y a fort à parier en effet que des structures, des comportements et bien des traits de l'histoire naturelle des populations qui se sont façonnés dans la forêt primaire soient beaucoup plus difficiles, voire impossibles à interpréter lorsque les pressions de sélection qui les ont modelés ont disparu.

### Les peuplements d'oiseaux de la forêt de Bialowieza

Fort heureusement, de tels témoins existent encore en Europe centrale. C'est le cas de certaines forêts des Alpes dinariques étudiées d'un point de vue forestier et botanique par Trebugov (1984). C'est surtout le cas de la forêt de Bialowieza (notamment sa partie polonaise) qui est une ancienne chasse royale dont la zone centrale, érigée en Parc National en 1921, a été l'objet d'études très poussées. D'une superficie de 1 250 km<sup>2</sup>, cette forêt peut être considérée comme un bon échantillon de ce qu'étaient les forêts mixtes de plaine sur une bonne partie du continent à cette latitude. Sa position centrale en Europe, loin des chaînes de montagne et des extrémités continentales qui pourraient introduire des effets de péninsularité (Cf. Chap. V), lui confère un intérêt exceptionnel. La forêt s'étend sur un substrat légèrement ondulé à une altitude de 130 à 200 m et se compose de trois groupements végétaux principaux, l'un dominé par l'Aulne et le Frêne (parties basses localement inondables), l'autre par le Chêne et le Charme (parties moyennes) et la troisième par le Pin sylvestre (parties hautes). Ces trois types de groupements réalisent une mosaïque de trois familles de biotopes dont la structure est conditionnée au départ par des facteurs physiques.

Le biologiste accoutumé aux forêts occidentales est frappé par certains caractères de structure de la forêt qui sont d'une importance fondamentale pour la faune.

— La hauteur moyenne très élevée de la canopée (30 à 40 m) et l'existence d'arbres géants ancrés au sol par des piliers en arcs-boutants qui, de loin en loin, percent ce plafond et introduisent leur houppier dans l'espace aérien. La hauteur de ces géants peut atteindre 43 m pour le Frêne et le Chêne rouvre, 45 m pour le Pin sylvestre et jusqu'à 55 m pour l'Épicéa. Certains sont âgés de 400 ans (Falinski 1978b).

— L'existence de structures multistrates voisines de celles qu'on trouve dans les



forêts tropicales. Cette stratification est due à la diversité floristique et de structure d'une flore qui ne compte pas moins de 26 espèces d'arbres et 55 espèces de buissons (Falinski 1978b), le tout réalisant un volume foliaire de 100 000 à 120 000 m<sup>3</sup>/ha dans l'association à Chêne-Charme.

— L'importance considérable du bois mort sur pied et à terre. Les grands troncs en décomposition enrichissent le sol et y créent des éléments de discontinuité (le recyclage total est rapide : une quinzaine d'années pour le Chêne, Tomialojc *comm. pers.*). Ce bois mort, truffé de cavités (Kneitz 1961), est favorable à la faune cavi-cole et à l'entomofaune xylophage. Un autre élément de structure très important qui ajoute à la microhétérogénéité spatiale des biotopes est l'existence des disques racinaires des grands Épicéas abattus. Du fait de l'enracinement en galette horizontale caractéristique de cette essence, ces disques racinaires sont relevés à l'angle droit lors de la chute de l'arbre, créant de véritables murailles de racines enchevêtrées, mélangées de terre et de mousse. Ces murailles peuvent atteindre 7 m de haut et constituent des microbiotopes d'une grande importance pour de nombreuses espèces. De plus, l'arrachement de ce complexe lors d'un chablis crée des petites dépressions pouvant se remplir d'eau, réalisant ainsi les conditions favorables à la colonisation par une flore palustre et ses faunes associées (invertébrés, batraciens, oiseaux) de microbiotopes qui dépendent étroitement de cette distribution spatio-temporellement imprévisible des grands chablis.

A tout cela, il faut ajouter les différences locales de structure et d'âge de la forêt qui sont les stigmates de perturbations plus ou moins anciennes. Tels sont les éléments de structure les plus remarquables de ces grands systèmes forestiers. Tomialojc *et al.* (1984) y ont réalisé une série de dénombrements d'oiseaux nicheurs par la méthode des plans quadrillés. En tout, onze parcelles d'une superficie de 24 à 33 ha chacune ont été dénombrées de 2 à 5 fois entre 1975 et 1979, soit au total 50 parcelles-années.

Les résultats les plus remarquables peuvent être résumés comme suit (tableau IV-1).

**Beaucoup d'espèces mais peu d'individus.** La richesse régionale, c'est-à-dire celle qui fut comptabilisée sur l'ensemble des parcelles au cours des 5 années d'étude, est très élevée : 75 espèces (il y en a 169 sur la totalité du massif). Ce nombre est la charge faunistique totale qui est l'héritage légué par l'histoire lors de la différenciation et la mise en place des faunes actuelles. Bien que le massif comporte différentes associations végétales, la composition de l'avifaune est très homogène sur cet ensemble : les peuplements sont sensiblement appauvris dans les conifères (tabl. IV-1) et légèrement enrichis près des lisières, mais il n'y a pas d'espèces particulières à l'un ou l'autre de ces types de milieux. On a recensé sur chaque parcelle 33,4 espèces en moyenne par an et 44 espèces sur les cinq ans. Cela veut dire que même sur des surfaces relativement vastes de 25 ha qui, pour la plupart, sont immergées dans la forêt profonde, moins de la moitié (33,4 sur 75) des espèces qui pourraient nicher le font régulièrement tous les ans. Les densités totales sur chaque parcelle-année sont en moyenne de 62 couples/10 ha, ce qui est faible par rapport à certaines valeurs trouvées dans des bois isolés d'Europe occidentale où les densités sont rarement inférieures à 70 couples/10 ha et peuvent atteindre des valeurs bien supérieures : 98 à 155 c. pour 14 à 21 espèces en Irlande (Wilson 1977), 195 c./10 ha dans les bois de Wytham, près d'Oxford (Glue 1973) et jusqu'à

TABLEAU IV-1. — *Quelques caractères de la composition des peuplements d'oiseaux de la forêt de Białowieża (Pologne) (calculé d'après TOMIALOJC et al. 1984).*

Espèce végétale	Aulne-Frêne					Chêne-Charme					Chêne-Pin					Moyenne
Parcelle	1	2	3			4	5	6	7	8	9	10	11			
Années de dénombrement	2	5	5			5	5	5	5	5	3	5	5			
Superficie (ha)	25	33	25			25	24	24	24	30	32	25	25			
Richesse (toutes années)	37	63	48			56	44	43	40	42	38	35	38			44
Richesse totale annuelle	35,0	50,2	39			41	32	32	30,4	30,4	28	24	26			33,4
Densité totale (couples/10 ha)	72,7	99,9	75,8			75,9	62,2	64,0	61,6	61,2	34,3	34,6	38,3			61,9
Densité spécifique moyenne	1,97	1,60	1,59			1,37	1,47	1,50	1,60	1,51	0,92	1,01	1,02			1,41
Nombre d'espèces dont la densité est > 10 c./10 ha	1	2	1			1	1	1	1	1	0	0	1			
Nombre d'espèces dont la densité est < 1 c./10 ha	18	40	27			38	29	29	25	27	31	27	30			29
Taux de renouvellement	0,09	0,13	0,20			0,25	0,24	0,24	0,15	0,20	0,31	0,32	0,35			0,30

340 c./10 ha dans un bois isolé en Grande-Bretagne (Flegg & Bennett 1974). Il découle des chiffres trouvés à Białowieża que les densités spécifiques moyennes sont faibles : 1,41 couples/10 ha toutes espèces confondues (tab. IV-1). Tomialojc *et al.* (1984) soulignent le nombre toujours élevé d'espèces rares représentées par moins de 1 couple/10 ha. De fait, une seule espèce, le Pinson *Fringilla coelebs* présente presque toujours des densités supérieures à 10 c./10 ha alors que le nombre d'espèces représentées par un couple ou moins est étonnamment élevé : entre 18 et 40 espèces selon les années et les parcelles, avec une moyenne de 29 espèces, soit 66 % de l'avifaune.

**Fréquence élevée d'extinctions-recolonisations locales.** Ces canevas de distribution très dilués dans l'espace impliquent une fréquence élevée de processus locaux d'immigration-extinction que l'on peut calculer pour chaque espèce sur l'ensemble des 50 parcelles-années. L'espèce peut avoir été présente chaque année sur chaque parcelle ; dans ce cas, il n'y a ni immigration ni extinction. Mais elle a pu être absente d'une parcelle une ou plusieurs années de suite puis l'avoir recolonisé et *vice versa*. Désignons par  $I$  le nombre d'immigrations et par  $E$  le nombre d'extinctions ; on peut alors calculer un taux de renouvellement  $T = (I + E)/(S_1 + S_2)$  où  $S_1$  et  $S_2$  sont les richesses de la parcelle au cours des années 1 et 2 (Järvinen 1979). Ces valeurs de  $T$  sont en moyenne de 23 % toutes parcelles confondues, ce qui signifie concrètement que chaque année, près d'une espèce sur quatre est apparue ou a disparu par rapport à l'année précédente. Le turnover est d'autant plus élevé que le milieu est moins productif et plus pauvre en espèces. C'est en effet dans les riches formations à Aulne-Frêne qu'il est le plus faible (14 %) puis il passe à 22 % dans le Chêne-Charme, et à 32,7 % dans l'association la plus pauvre à Pins (tab. IV-1). Ces chiffres donnent une idée de la dynamique régionale des peuplements et de l'importance des mécanismes de dispersion à grande échelle. Ils sont aussi une mesure directe de l'importance des grandes surfaces pour l'entretien de diversités régionales élevées. La fig. IV-8 montre que sur 59 espèces ayant niché au moins une fois, 31, soit à peine plus de la moitié, l'ont fait régulièrement tous

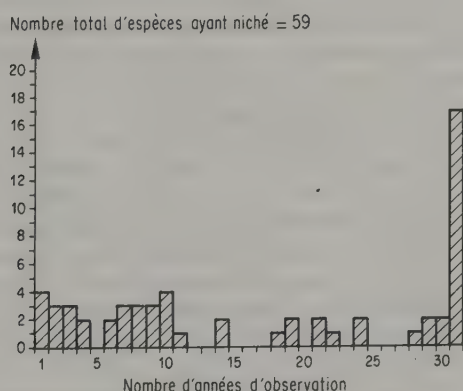


FIG. IV-8. — Nombre d'années au cours desquelles chacune des 59 espèces de la forêt de Białowieża a niché au moins une fois dans les 31 années-quadrats d'observation. Par exemple, 4 espèces n'ont niché qu'une fois, 3 ont niché deux fois, une a niché 18 fois et 17 seulement ont niché régulièrement tous les ans (calculé d'après TOMIALOJC *et al.* 1984).



les ans dans les parcelles. Nous avons vu dans le chapitre précédent qu'une cause probable de cette grande dispersion des individus est la pression de prédation (Tomialojc *et al.* 1984).

**Peuplements complexes mais stables.** La composition et la structure de ces peuplements sont donc complexes comme l'illustre la figure IV-9 où sont tracées pour comparaison les courbes de richesse cumulée des peuplements de la forêt de Bialowieza, de ceux d'une forêt de Chênes pédonculés en Bourgogne et de ceux d'une forêt de Chênes verts en Corse, cette dernière étant caractérisée par un appauvrissement de la faune dû à la position géographique et à l'insularité (cf. Chap. II et V). On note que pour une même richesse stationnelle moyenne, la courbe de richesse cumulée plafonne beaucoup plus vite dans la forêt bourguignonne que dans celle de Bialowieza : à richesse ponctuelle et stationnelle identique, le grand nombre d'espèces rares et localisées dans la forêt primaire nécessite un effort d'échantillonnage considérable pour épuiser la richesse totale à l'échelle du biotope. Ce caractère de structure qui est une conséquence des modalités de distribution à grande échelle rappelle la structure des peuplements des forêts tropicales (Pearson 1977). Par contre, dans la forêt corse caractérisée par un petit nombre d'espèces très abondantes, la richesse totale est obtenue en quelques relevés seulement. Cela dit, malgré la grande diversité et les variations inter-annuelles de leur composition, ces peuplements restent étonnamment constants d'une année à l'autre, plus particulièrement dans les forêts de feuillus. Le nombre total d'espèces nicheuses est toujours à peu près le même, ainsi que les densités spécifiques moyennes dont la meilleure estimation est la variance du logarithme des effectifs (Williamson 1972) qui est toujours très faible à Bialowieza. D'après Tomialojc *et al.* (1984) les variations inter-annuelles des densités oscillent entre 7,2 % dans les forêts humides les plus riches et 15,6 % dans les forêts de Chêne-Pin. Ce caractère de grande stabilité des peuplements

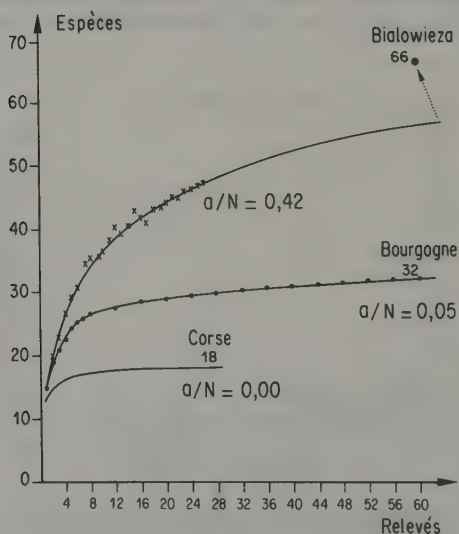


FIG. IV-9. — Courbes de richesse totale cumulée, richesse totale et pente des courbes à leur extrémité ( $a/N$ ) des peuplements d'oiseaux de trois « vieilles » forêts d'Europe, cf. texte.

ments en dépit d'une forte variabilité de la composition spécifique est très remarquable. Il donne du crédit à la théorie des équilibres dynamiques selon laquelle l'organisation des peuplements est régie par des coactions interspécifiques telles qu'une espèce ne peut faire partie d'un assemblage donné que si son arrivée est compensée par le départ d'une autre (MacArthur 1972a, b, Diamond 1975b). Malheureusement, rien ne permet de dire que le renouvellement élevé des espèces dans ces peuplements est causé par des relations de compétition car le déterminisme des immigrations et extinctions locales est encore inconnu.

### L'effet de lisière

Un autre caractère intéressant des peuplements d'oiseaux des grandes forêts primaires est le rôle des lisières qui est très différent de celui qu'on connaît dans les forêts morcelées d'Europe occidentale. L'effet de lisière est un phénomène biologique difficile à caractériser : existe-t-il des espèces spécifiquement liées aux lisières de la forêt ou bien les espèces dites « de lisière » sont-elles des éléments de la forêt profonde ou d'un autre milieu qui tirent un profit supplémentaire et secondaire (d'un point de vue adaptatif) d'une discontinuité dans les biotopes ? Frochot (1979, 1983) a abordé la question en Bourgogne au moyen de relevés réalisés dans chacun des biotopes séparés par une lisière et dans la lisière elle-même. Il distingue un effet de lisière direct quand l'organisme utilise les deux milieux pour des activités différentes, par exemple l'un pour se nourrir et l'autre pour nicher. Dans ce cas, un accroissement de la diversité des ressources favorise les espèces capables d'en tirer parti ; c'est le cas de la Buse *Buteo buteo*, de l'Étourneau *Sturnus vulgaris* ou du Pigeon ramier *Columba palumbus*. Un effet indirect de lisière a lieu quand l'un des biotopes est lui-même modifié quand il vient au contact de l'autre. Au contact d'une clairière, la structure de la forêt se modifie sur une largeur de 15 à 20 m car la lumière permet à la frondaison des arbres de s'étendre jusqu'au sol et au sous-bois de se développer davantage que dans la forêt profonde. Cet effet indirect dû à la modification de la forêt est démontré par Frochot qui trouve des densités significativement supérieures à la lisière que plus à l'intérieur de la forêt pour certaines espèces comme le Pouillot véloce *Phylloscopus collybita*, la Fauvette à tête noire *Sylvia atricapilla* ou la Mésange à longue queue *Aegithalos caudatus*. Dans les conditions naturelles de la forêt de Bialowieza, Tomialojc *et al.* (1984) ont montré que de nombreuses espèces qualifiées en Europe occidentale d'espèces de lisière sont en réalité des espèces de la forêt profonde qui se sont adaptées secondairement, probablement d'ailleurs grâce à un fléchissement des pressions de prédation, aux milieux ouverts et fragmentés de type bocage. C'est le cas par exemple de la Buse, de la Bondrée *Pernis apivorus* et du Pigeon ramier qui ne quittent jamais la forêt profonde où ils sont toujours représentés sous de faibles effectifs. Ces espèces fondamentalement forestières se sont adaptées à bénéficier des lisières créées par l'homme (effet direct de Frochot). Contrairement à ce qui se passe en Europe occidentale où la lisière est un lieu de transit intense, il n'y a pratiquement pas d'échanges à Bialowieza entre la forêt et l'extérieur. En Europe occidentale où la richesse de la faune est plus faible et la prédation moins sévère, de nombreuses espèces comme le Ramier, le Merle *Turdus merula*, le Rouge-gorge *Erithacus rubecula* ont envahi les milieux secondaires, y compris les parcs et les jardins, probablement en partie sous l'effet d'une surpopulation due à une moindre pression de prédation dans les milieux forestiers naturels (Tomialojc *et al.* 1984). Les recherches de Ribaut (1964) sur les populations de Merle à Lausanne qui sont décimées par les chats, montrent

que l'espèce ne se maintient en ville que moyennant un réapprovisionnement en individus venant de la campagne environnante, comme si les pressions démographiques dans ces milieux surpeuplés se traduisaient par un flux permanent d'émigration. Rien de tel dans les grandes forêts primaires où les oiseaux ne quittent jamais la forêt. L'absence dans les grandes villes d'Europe orientale comme Moscou d'espèces aussi familières pour nous que le Merle et le Rouge-gorge est probablement à mettre en relation avec ce caractère sédentaire et stable des populations d'oiseaux forestiers (Tomialojc & Profus 1977). En revanche, l'effet indirect de lisière a été démontré par Frochot pour les espèces qui, à Bialowieza, sont précisément celles qui colonisent les chablis récents et autres ouvertures créées par perturbation dans la forêt. Celles-là sont donc bien des espèces de lisière mais elles le sont par adaptation d'origine.

### FRAGMENTATION ET ISOLEMENT DES BIOTOPES

Les peuplements d'oiseaux des vastes forêts primaires se caractérisent donc par un très grand nombre d'espèces à l'échelle régionale, mais des richesses beaucoup plus faibles et des effectifs de populations réduits à l'échelle locale. L'homogénéité d'ensemble se réalise sur l'échelle du temps par un brassage continu des faunes sous l'effet d'une fréquence élevée d'extinctions-recolonisations locales. Que se passerait-il si les parcelles étudiées par Tomialojc et ses collègues se trouvaient soudain isolées au milieu d'une mer de céréales ? En d'autres termes, que s'est-il passé en Europe occidentale et dans le biome décidu d'Amérique du Nord quand on a morcelé la forêt et simplifié sa structure ? C'est un sujet complexe mais très important d'un point de vue théorique et pratique dont on ne peut ici, faute de place, que résumer quelques points saillants.

La superficie des biotopes est l'un des paramètres les plus importants dans le déterminisme du nombre d'espèces puisque la relation aire/espèces prédit qu'à structure similaire, un biotope de faible superficie a moins d'espèces qu'un biotope plus vaste. Bond (1957) fut le premier à montrer que de nombreuses espèces de passereaux forestiers ne colonisent un biotope que s'il est suffisamment vaste, même s'il paraît leur convenir. Plus tard, Moore & Hooper (1975), Galli *et al.* (1976), Forman *et al.* (1976), Whicomb *et al.* (1976, 1981) et Blondel (1980) ont utilisé le concept de fonction incidente de Diamond (1975a, b) pour calculer les probabilités de colonisation des biotopes par les espèces en fonction de leur superficie (fig. IV-10). Ces travaux, de même que ceux de Robbins (1979), Burgess & Sharpe (1981), (Opdam *et al.* 1984) etc. insistent tous sur les effets de la fragmentation excessive des blocs forestiers sur le nombre et l'identité des espèces qui subsistent dans les îlots boisés isolés. Ces recherches ont montré que les probabilités de colonisation sont des attributs strictement spécifiques. Certaines espèces rares et disséminées ont toujours besoin de vastes espaces pour être représentées sous des effectifs suffisants. Beaucoup d'espèces de la forêt profonde, rapaces, pics mais aussi certains passereaux comme la Mésange boréale *Parus montanus* (fig. IV-10), la Sittelle *Sitta europaea*, le Pouillot siffleur *Phylloscopus sibilatrix* ou la Mésange huppée *Parus cristatus*, ne colonisent jamais les petits bois isolés et éloignés d'un grand massif. Wilson (1977) ne cite pas moins de onze espèces d'oiseaux forestiers dont l'absence dans les petits bois d'Irlande est uniquement due à cet effet surface. Dans les forêts



du biome décidu du nord-est des États-Unis, de nombreux migrateurs néotropicaux comme les Tyrannidés, Viréonidés, Parulidés subissent actuellement un déclin alarmant du fait de la fragmentation croissante des forêts, (Criswell 1978, Robbins 1979, Burgess & Sharpe 1981). Whitcomb *et al.* (1981) ont énuméré une série de caractères que présentent les espèces les plus sensibles à cet effet surface, donc les plus vulnérables à l'extinction locale : 1) ce sont des migrateurs au long cours qui hivernent en Amérique du Sud, 2) ces espèces habitent la forêt profonde et évitent les lisières, 3) elles nichent à ciel ouvert au sol ou près du sol, 4) elles n'élèvent qu'une nichée par an et ont une faible fécondité. Dans les très petits bois isolés, elles sont remplacées par des espèces sédentaires plus précoces et plus fécondes. Middleton & Merriam (1983) ont fait remarquer que 10 % seulement des espèces forestières d'Amérique du Nord bénéficient de l'effet de fragmentation, toutes les autres étant pénalisées. Robbins (1979) cite plusieurs exemples illustrant l'influence de la réduction des forêts sur ces espèces. Sur deux parcelles situées dans des forêts

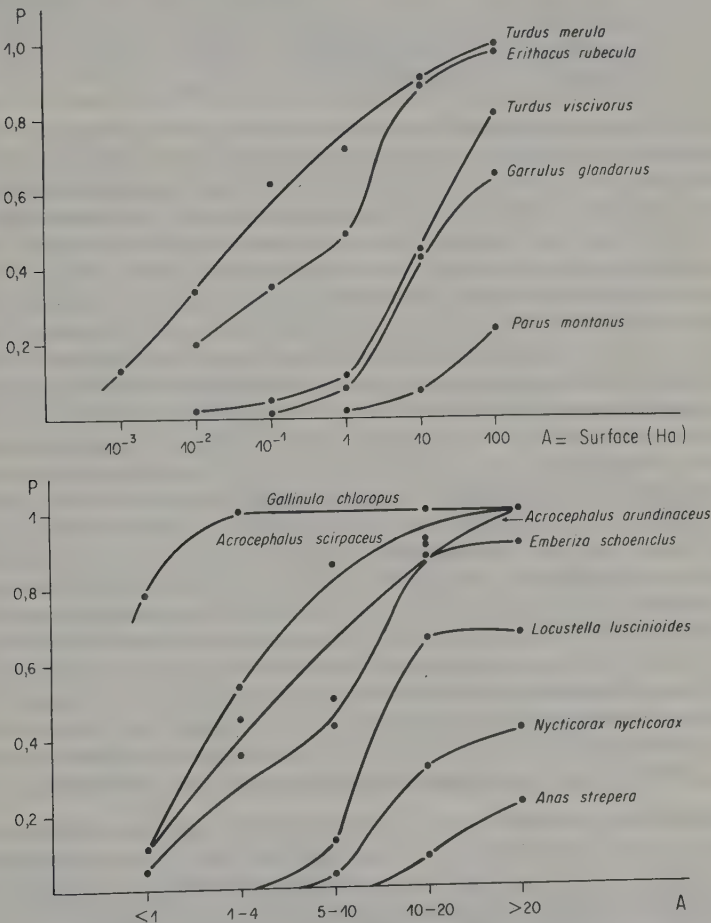


FIG. IV-10. — Courbes de probabilité P de colonisation de biotopes de superficie croissante par les oiseaux ; oiseaux forestiers en haut (d'après Moore & Hooper 1975), oiseaux aquatiques en bas (d'après ROCHÉ 1978), cf. texte (BLONDEL 1980).

dont la superficie a diminué de 60 % et 65 %, la réduction du nombre total d'espèces a été respectivement de 31 % et 19 %, celle des effectifs totaux de 45 % et 43 % et la diminution des migrateurs néotropicaux a atteint 71 % et 72 %. D'autres exemples pourraient être choisis dans d'autres groupes : Kitchener *et al.* (1980) ont montré que dans 23 réserves d'Australie, 75 % de la variation des richesses en lézards est dû à l'effet d'isolement. En réduisant de 80 % la superficie d'une prairie, Mühlenberg & Werres (1983) ont constaté qu'au bout d'un an, 33 % des espèces de Carabes et 47 % de celles d'Araignées avaient disparu (cf. aussi Soulé & Wilcox 1980).

Deux phénomènes étroitement interdépendants interviennent dans les processus d'extinction.

1) **Défaut de colonisation ou de recolonisation** des biotopes quand leur isolement est supérieur à l'aptitude colonisatrice des organismes. C'est un problème de connectivité entre sous-populations. Quand une sous-population est déconnectée des autres avec lesquelles elle forme une métapopulation viable, son extinction devient inévitable. C'est pourquoi un « archipel » de sous-populations n'est viable à long terme que si ces dernières sont nombreuses et bien connectées.

2) **Effectifs des populations inférieurs au seuil critique d'extinction.** Il s'agit là d'un problème très important, quoiqu'encore mal connu, pour la gestion des populations rares, dispersées et/ou très exploitées. Les modèles de MacArthur & Wilson (1967) et de Richter-Dyn & Goel (1972) proposent que pour la plupart des espèces, l'effectif critique en deçà duquel l'extinction est hautement probable serait de l'ordre d'une vingtaine d'individus. Fritz (1979) a étudié dans les Adirondacks une population de Grouse des Épicéas *Canachites canadensis* éclatée dans 32 biotopes isolés dont la superficie moyenne est de 157 ha. Sur ces 32 biotopes, 25 étaient habités par la Grouse et pour quatre d'entre eux, l'extinction était récente (et peut-être temporaire). Des processus d'extinction et de recolonisation ont été observés au cours des deux années qu'a duré l'étude, et l'auteur conclut que, compte tenu des performances démographiques de l'espèce, les probabilités d'occupation des biotopes peuvent être prédites à partir de la superficie de ces derniers et leur configuration géographique. Fritz a montré que les biotopes inoccupés sont significativement plus petits et plus éloignés des biotopes habités que ne le sont ces derniers entre eux, et que le taux d'immigration diminue quand la distance inter-biotopes augmente. Avec une densité moyenne de 2,8 poules/100 ha, les modèles de MacArthur & Wilson et de Richter-Dyn & Goel prédisent que pour un biotope d'une centaine d'ha, le temps d'extinction est inférieur à 6 ans. Il tombe à deux ans pour une « population » réduite à une poule et monte à 81 ans pour une population de 10 poules. Des résultats analogues ont été expérimentalement trouvés par Crowell (1973) sur des populations de micromammifères introduites sur des petites îles, et Merriam (1984) prédit une survie d'au moins 100 ans pour des populations isolées du campagnol *Peromyscus leucopus* comprenant entre 10 et 30 femelles.

Mais la nature probabiliste des processus d'extinction exige la définition de seuils critiques de densité qui prennent en considération les facteurs de variabilité de l'environnement, ce que ne font pas les modèles de MacArthur & Wilson. C'est pourquoi Shaffer (1981) et Shaffer & Samson (1985) ont proposé un modèle intégrant des facteurs stochastiques dont les composantes sont démographiques, génétiques et environnementales (perturbations). Les valeurs des seuils critiques d'abondance des populations deviennent alors beaucoup plus élevées que celles citées plus

haut. Ces auteurs ont montré par simulation de leur modèle sur les populations d'Ours Grizzly *Ursus arctos* d'Amérique du Nord, que pour avoir une probabilité de survie de 95 % sur 100 ans, il faut une population de 50 à 90 individus, ce qui correspond à des entités territoriales de l'ordre de 1 000 à 13 000 km<sup>2</sup>, tandis que pour une population de 20 individus, la probabilité de survie au bout de 100 ans tombe à 36 %. Ces modèles sont évidemment théoriques et les données pour les tester sont malheureusement fort rares, mais leur enjeu pour le maintien des diversités et pour les problèmes de gestion des milieux et des populations est considérable.

### Biogéographie régionale et conservation des communautés

L'enthousiasme que suscita la théorie de biogéographie insulaire, qui sera plus spécialement développée dans le chapitre suivant, a amené bien des auteurs à utiliser cette théorie pour formuler des recommandations dans le domaine de la création et de la gestion des réserves naturelles (Diamond 1975a, Terborgh 1974, 1976, Diamond & May 1976, Wilson & Willis 1975, Nilsson 1979, Gilpin & Diamond 1980), recommandations qui furent bientôt attaquées par les adversaires de la théorie (Simberloff & Abele 1976, 1982, Järvinen 1982, Simberloff 1983). Ces auteurs font remarquer avec raison que le grand défaut de cette théorie est de ne tenir compte que des listes d'espèces par unité de territoire, sans prendre en considération des paramètres aussi importants que les effectifs des populations, leur aptitude à la dispersion et la variabilité de l'environnement. Mais plusieurs travaux récents intègrent de tels paramètres à ce corpus théorique dont la valeur heuristique n'est pas discutable (cf. Whitcomb 1977, Shaffer & Samson 1985). Comme une réserve est par définition un milieu plus ou moins isolé, quand ce ne serait que parce que les mesures de gestion des paysages qu'on leur applique sont différentes de celles qui sont pratiquées autour d'elle, les résultats des recherches sur les îles vraies ont conduit à des propositions telles que celles-ci : à surface protégée égale, une grande réserve est meilleure que deux ou plusieurs petites réserves ; une forme circulaire est meilleure que toute autre parce qu'elle favorise les processus de dispersion et d'immigration à l'intérieur de la réserve ; s'il est impossible de réaliser une seule grande réserve d'un seul tenant, que l'on s'efforce au moins de relier plusieurs petites réserves par des corridors et des « gués » favorisant la dispersion des organismes. Il faudrait ajouter qu'une réserve idéale, surtout en milieu forestier, devrait être de taille suffisante pour que le régime spontané de perturbation puisse s'y manifester totalement. C'est pour avoir ignoré ce caractère fondamental que les faunes et les flores de l'île de Barro Colorado, érigée en Parc National lors de la création du canal de Panama, se sont dramatiquement appauvries. Le parc est tout simplement trop petit pour garantir l'hétérogénéité spatio-temporelle qui existe naturellement dans la forêt humide d'Amérique centrale (Foster 1980).

Un modèle concret peut être proposé à titre d'exemple pour l'aménagement forestier (Robbins 1979, fig. IV-11) :

— la situation idéale est évidemment le maintien de surfaces forestières aussi vastes que possible à l'abri des dérangements et des exploitations. Ces surfaces en réserve serviront de source de colonisation pour les parcelles exploitées des environs. Cette situation est concrètement réalisée à Białowieża,



— si le maintien d'une réserve est impossible pour des raisons économiques (ou autres) on peut au moins organiser des plans de rotation des parcelles d'exploitation et une configuration géographique de ces dernières tels que la structure de deux parcelles contiguës soit la moins différente possible de façon à favoriser les échanges de populations. Cela implique une exploitation dans le sens des numéros indiqués sur la fig. IV-11 ;

— lorsque les plans d'aménagement sont prévus et figés depuis longtemps et pour longtemps, rendant difficile, voire impossible la réalisation des modèles *A* et *B*, un palliatif qui corrige un peu l'inconvénient des ruptures de continuité entre biotopes contigus consiste à ménager des corridors reliant deux biotopes semblables. De tels corridors augmentent le niveau de connectivité entre biotopes et sous-populations comme Merriam (1984) l'a montré avec les *Peromyscus* et *Tamias* et Fritz (1979) avec les Grouses en Amérique du Nord. En plus des considérations typologiques sur la structure et sur la taille minimale des espaces, les méthodes d'aménagement biologique doivent incorporer la dynamique spatio-temporelle des mosaïques de biotopes (Stenseth 1977, Stenseth & Hanssön 1981) et privilégier tout ce qui favorise la connectivité entre sous-systèmes : création de haies, passages sous les voies de chemin de fer et les autoroutes, etc.

Ces recommandations découlent d'observations et de mesures, pour la plupart empiriques, sur les micromammifères et les oiseaux, mais elles s'appliquent aussi à d'autres groupes végétaux et animaux comme l'ont bien montré les travaux pluridisciplinaires réalisés dans les massifs forestiers américains (Burgess & Sharpe 1981).

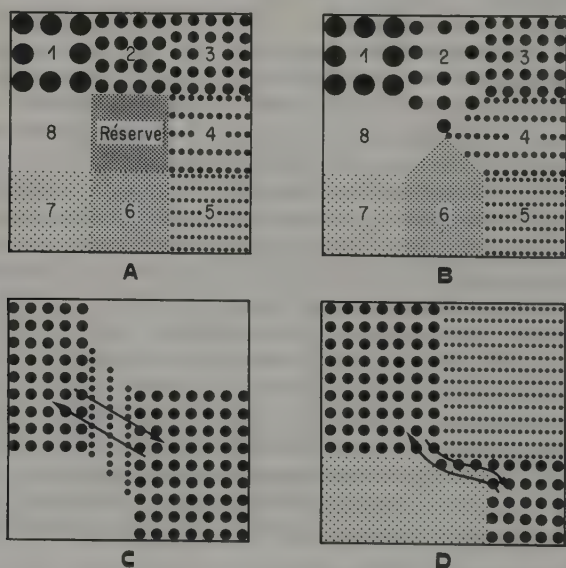


FIG. IV-11. — Modèles d'aménagement forestier favorables au maintien des diversités régionales tout en respectant les impératifs économiques. La grosseur des points symbolise l'âge de la forêt ; zones en blanc = milieux déboisés (cultures, prairies). *A* = situation idéale où une réserve est entourée de parcelles aménagées de telle manière que deux parcelles contiguës soient d'un âge aussi voisin que possible, *B* = situation semblable mais sans réserve, *C* et *D* = systèmes d'aménagement favorisant la dispersion par le maintien ou la création de « gués » ou de « corridors » (d'après ROBBINS 1979).

## *CHAPITRE V*

# **BIOGÉOGRAPHIE INSULAIRE ET LE SYNDROME D'INSULARITÉ**

Le monde vivant est un kaléidoscope de milieux plus ou moins étendus et plus ou moins isolés, et ce phénomène de fragmentation existe à toutes les échelles comme on l'a vu tout au long de ce livre. Les études d'insularité peuvent donc être étendues aux biotopes continentaux : le sommet d'une montagne, un bosquet isolé au milieu d'une « mer » de céréales, une mare perdue dans la forêt (fig. V-1), et on ne s'est pas privé de le faire d'autant plus que l'impact de l'homme se traduit par une accélération du morcellement des paysages, phénomène dont l'importance en biogéographie régionale a été soulevée dans le chapitre précédent. L'avantage des îles pour étudier le déterminisme des distributions d'espèces, c'est que deux des cinq paramètres fondamentaux énumérés sur la figure IV-2, à savoir la superficie et le degré d'isolement, sont connus. De plus, les phénomènes d'insularité peuvent être expérimentalement explorés par la création, la fragmentation, la destruction puis la reconstruction d'îlots artificiels. On peut faire des Krakatao en miniature. Le modèle idéal est l'archipel qui représente une mosaïque de biotopes, caricature de l'infinie complexité des mosaïques continentales.

## **LE MODÈLE DE BIOGÉOGRAPHIE DYNAMIQUE**

Fait connu depuis Darwin et Wallace, c'est sur les îles vraies que la relation espèces-surfaces est la plus facile à établir (fig. V-3) mais son déterminisme réel reste aujourd'hui encore largement hypothétique (Connor & McCoy 1979, Gilbert 1980, Williamson 1981, Abbott 1983). La théorie des équilibres dynamiques proposée par MacArthur & Wilson (1963, 1967) suscita un prodigieux élan de recherche... puis de contestation ; elle a précisément pour objet d'expliquer ce

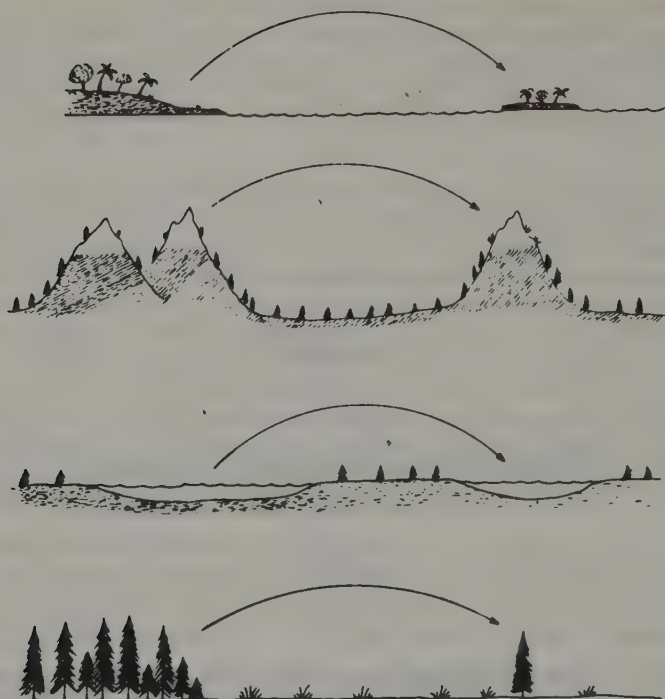


FIG. V-1. — *Ile vraie* (en haut) et *îles continentales* ; toutes peuvent être étudiées par la même théorie générale (WILSON & BOSSERT 1971).

déterminisme. Contrairement à ce qui a été trop souvent écrit, la démonstration de la relation espèces-surfaces n'est nullement un élément de validation du modèle. Ce que MacArthur & Wilson ont cherché à expliquer, c'est comment se fait la régulation des richesses spécifiques sur une île donnée, compte tenu de sa surface et de son degré d'isolement, c'est-à-dire la *causalité* de la relation observée. Leur modèle est simple et on en trouvera un résumé, par exemple dans Wilson & Bossert (1971), Simberloff (1974), Blondel (1979). L'idée, c'est que les îles ne sont pas des systèmes clos fonctionnant en autarcie indépendamment du continent voisin mais qu'il existe un apport permanent de propagules venant de ce dernier, cet apport provoquant des changements dans la composition spécifique de l'île. Puisque le nombre d'espèces demeure constant comme le prouve la relation espèces-surfaces, les espèces qui arrivent ne peuvent s'implanter qu'à la condition que d'autres s'éteignent, d'où cette notion capitale, clé de voûte de la théorie : il existe sur les îles un *équilibre dynamique* entre colonisation et extinction et cet équilibre se traduit par un *renouvellement d'espèces* : à nombre égal d'espèces, l'identité de ces dernières doit changer dans le temps. Ces notions furent formalisées à l'aide d'un modèle simple (fig. V-2A) : la source continentale voisine de l'île émet en permanence un flux de propagules, c'est le taux d'immigration qui dépend de l'aptitude à la dispersion des espèces, de la distance qui sépare l'île du continent et des dimensions de cette dernière. Comme les caractéristiques de l'île (superficie, diversité des biotopes) n'autorisent la coexistence que d'un nombre limité d'espèces et qu'il y a toujours



plus d'espèces sur le continent voisin que sur l'île, les candidats à la colonisation sont l'objet d'un filtrage, d'une sélection qui peut se faire, soit au stade de l'immigration (les espèces sont plus ou moins aptes à se disperser), soit au stade de l'implantation (qualité des biotopes, compétition). Cette sélection qui conditionne les chances de colonisation est un facteur propre à l'île qui dépend du potentiel démographique des espèces, des aléas bioclimatiques, de la compétition ainsi que du nombre et de la superficie des biotopes. D'où les courbes d'immigration et d'extinction figurées sur le modèle (fig. V-2A) : le taux de colonisation est une fonction décroissante du nombre d'espèces déjà implantées et le taux d'extinction une fonction croissante de ce même nombre. La richesse à l'équilibre se situe à l'intersection de ces deux courbes. Elle est toujours plus faible que la richesse maximale qui serait réalisée si toutes les espèces de la source parvenaient à s'implanter. A degré d'isolement identique, une grande île aura un taux d'extinction plus faible qu'une petite île parce que les probabilités d'extinction sont plus faibles sur de vastes espaces que sur des petits (populations plus grandes, biotopes plus variés) et à surface identique, une île lointaine aura des taux d'immigration plus faibles qu'une île plus proche de la source parce que le flux de propagules diminue quand les distances augmentent.

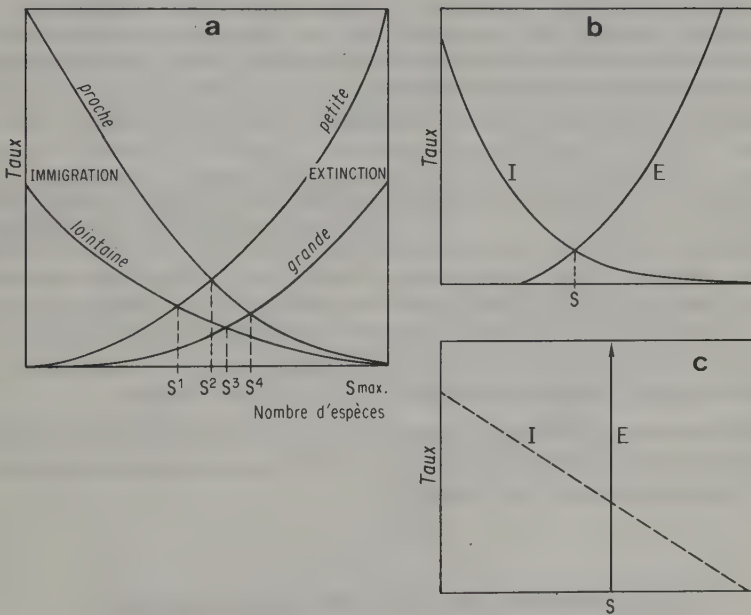


FIG. V-2. — *Modèle de biogéographie insulaire de MacArthur & Wilson.* Les richesses à l'équilibre se situent à l'intersection des courbes d'immigration et d'extinction.  $S_{\max}$  = nombre total d'espèces existant dans la source continentale émettrice de propagules. Le flux d'immigration est plus faible sur une île lointaine que sur une île proche du continent et le taux d'extinction est plus grand sur une petite île que sur une grande. Dans les deux cas, les richesses à l'équilibre s'en trouvent diminuées. *a* = les probabilités d'immigration et d'extinction sont les mêmes pour toutes les espèces et ne dépendent que des caractères de l'île ; *b* = une certaine fraction des espèces insulaires a un taux d'extinction nul (endémiques) ; *c* = toute la faune est endémique : le taux d'extinction est de 0 % pour les espèces installées et de 100 % pour les immigrants (d'après MACARTHUR & WILSON 1963, 1967).

L'inconvénient majeur du modèle de la figure V-2A, c'est qu'il admet que toutes les espèces ont les mêmes probabilités d'extinction. C'est peut-être vrai à l'échelle d'un « temps géologique », mais à l'échelle des durées impliquées dans les processus biogéographiques, l'existence d'endémiques contredit ce présupposé. D'où l'idée biologiquement plus réaliste que l'extinction épargne un certain nombre d'espèces. Dans ce cas, la courbe d'extinction est nulle pour un certain nombre d'espèces, par exemple une vingtaine sur la figure V-2B. Dans le cas extrême d'îles qui ne comporteraient que des endémiques, comme c'est la règle de beaucoup d'îles océaniques très reculées, on peut même imaginer que l'extinction est nulle pour toutes les espèces installées et de 100 % pour tous les immigrants (fig. V-2C).

D'innombrables travaux sur des groupes animaux et végétaux les plus divers ont été effectués dans le sillage tracé par ce modèle simple et séduisant. Quelques exemples parmi bien d'autres sont ceux de Diamond (1969, 1973, 1975b), Blondel (1979, 1981), Haila (1983), Haila & Järvinen (1983), Yeaton & Cody (1974), Yeaton (1974) sur les avifaunes insulaires tempérées et tropicales, ceux de Wilson & Simberloff (1969), Simberloff & Wilson (1970), Simberloff (1974) sur des arthropodes de minuscules îlots de mangrove, ceux de Crowell (1973), Cheylan (1984) sur des mammifères, etc. Des travaux s'appuyant sur cette théorie furent étendus à des « pseudo-îles », c'est-à-dire à des isolats biologiques en milieu continental. Citons par exemple les travaux de Vuilleumier (1970, 1973a), Brown (1971), Terborgh (1973, 1974), Willis (1974), Johnson (1975), Karr (1982), etc. C'est encore dans le cadre de cette théorie que furent réalisés beaucoup de travaux sur les conséquences de la fragmentation des écosystèmes continentaux comme on l'a vu dans le chapitre précédent.

Enfin, le modèle a été étendu aux milieux présentant un isolement partiel comme les presqu'îles et péninsules. Cet « effet de péninsule » a été décrit chez les mammifères (Simpson 1964) et les oiseaux d'Amérique du Nord (Cook 1969), les oiseaux de Floride (Wamer 1978), les rongeurs et reptiles de la péninsule californienne (Taylor & Regal 1978, Seib 1980) et les vertébrés de l'Italie péninsulaire (Massa 1982). La diminution du nombre d'espèces à mesure qu'on s'éloigne de la racine des péninsules est habituellement interprétée comme due à la diminution des flux d'immigration et/ou à une diminution de la diversité des biotopes.

D'autres caractères propres aux peuplements et populations insulaires ont été plus ou moins directement reliés à la théorie des équilibres dynamiques. Avant de les discuter, exposons quelques cas concrets.

## LES VERTÉBRÉS DES ÎLES MÉDITERRANÉENNES

### Les oiseaux

En raison de leur nombre et de la variété de leur superficie, de leur degré d'isolement et de leur diversité physiographique, les îles méditerranéennes sont un bon modèle pour étudier les phénomènes d'insularité (Blondel 1985b). Toute une série de travaux réalisés sur les oiseaux a permis d'accumuler une masse de connaissances qui permettent d'aborder la question à quatre échelles complémentaires de résolu-

tion des phénomènes : celle des avifaunes méditerranéennes dans leur ensemble, celle des peuplements à l'échelle régionale puis à l'échelle d'un secteur, enfin celle des populations locales (ce dernier niveau sera étudié dans le chapitre suivant). L'emboîtement de ces niveaux de perception répond bien au genre de problématique énoncé au début de ce livre (cf. fig. I-8).

Échelle de l'aire méditerranéenne

Trois cent trente-cinq espèces nichent dans l'aire méditerranéenne (cf. Chap. II) mais leur répartition est évidemment loin d'être homogène sur ces vastes territoires cloisonnés par la mer, les montagnes, les presqu'îles et les îles. Une régression log-log richesses-surfaces, calculée sur une quinzaine d'îles et les cinq régions continentales dont le découpage est représenté sur la figure I-8, montre une relation hautement significative entre ces deux paramètres (fig. V-3). Ce résultat ne fait que confirmer d'innombrables études similaires mais les questions qui se posent à cette échelle sont les suivantes : comment les richesses spécifiques s'ajustent-elles aux particularités de chaque île ? Comment les espèces se partagent-elles l'espace et les ressources ? Les espèces qui ont réussi leur implantation sur les îles sont-elles un échantillon aléatoire des faunes de la source continentale voisine ou existe-t-il un tri parmi les candidats à la colonisation ? S'il existe un tri, comment se fait-il, quels sont les attributs biologiques qui favorisent ou pénalisent les candidats à la colonisation ? Sur la base de la répartition des différentes espèces dans l'aire méditerranéenne au sein de laquelle on a défini une série de secteurs continentaux et insulaires, Blondel (1982, 1985b) a calculé un indice d'amplitude géographique *IAG* qui est la moyenne du nombre de secteurs géographiques occupés par chaque espèce, c'est-à-dire la quantité d'espace qu'elle habite. La figure V-4 montre qu'il y a une relation inverse hautement significative entre la moyenne des indices des différentes espèces et la superficie de l'île.

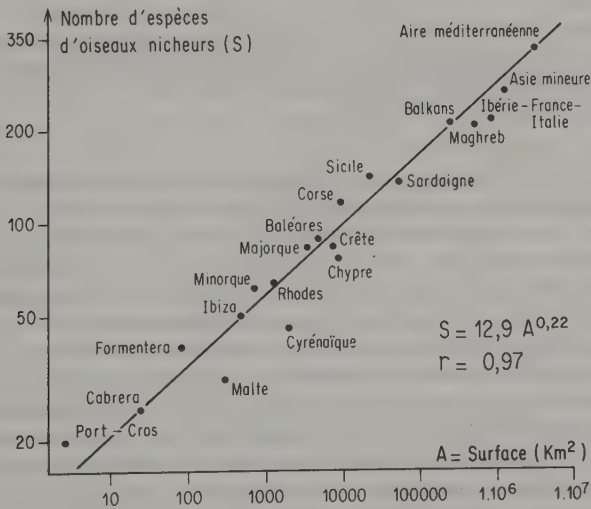


FIG. V-3. — Relation log-log entre les nombres d'espèces d'oiseaux nicheurs et la superficie des territoires insulaires et continentaux dans l'aire méditerranéenne (BLONDEL 1982).



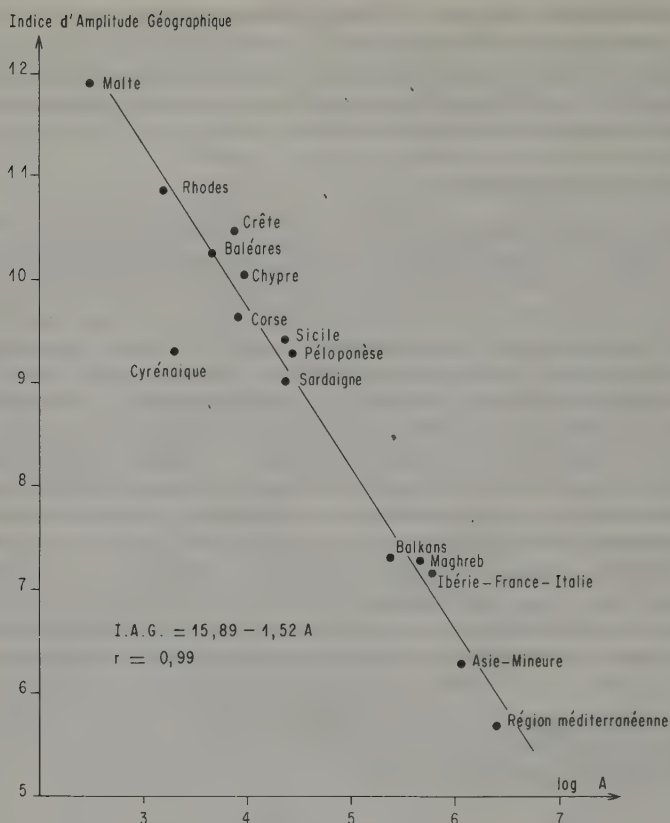


FIG. V-4. — Relation entre l'indice d'amplitude géographique des espèces nicheuses et la superficie des territoires. Un indice élevé signifie que l'avifaune est composée d'espèces ubiquistes. Plus une île est petite, plus sa faune est composée d'espèces largement distribuées ailleurs, cf. texte (BLONDEL 1982).

Cela signifie qu'il y a en moyenne davantage d'espèces localisées et/ou spécialisées sur le continent que sur les îles, ce qui suggère que ce sont les espèces les plus répandues et les plus abondantes sur le continent qui ont les meilleures chances de coloniser les îles. De fait, plus une île est exiguë, moins il y a d'espèces et plus ces espèces sont des éléments ubiquistes répandus partout dans l'aire méditerranéenne. C'est ainsi qu'il n'y a que 28 espèces d'oiseaux terrestres nicheurs sur l'île de Malte (Sultana *et al.* 1975) mais toutes sont très largement répandues sur toutes les îles méditerranéennes. Il semble donc que les communautés insulaires ne sont pas un échantillon aléatoire des faunes continentales, ce qu'a vigoureusement contesté Simberloff (1970, 1978). En tirant au sort parmi les espèces du continent voisin des peuplements fictifs composés du même nombre d'espèces que ceux des îles, cet auteur conclut que la colonisation se fait uniquement par chance, aucun processus ne favorisant certaines espèces aux dépens des autres. Mais l'hypothèse nulle de Simberloff présuppose trois choses : 1) toutes les espèces ont la même aptitude à la dispersion, 2) le flux d'immigration émanant de la source continentale est indépen-

dant de l'abondance des populations, 3) les faunes continentales sont elles-mêmes structurées de façon aléatoire. Ces présupposés manquent de réalisme biologique car ils mettent toutes les espèces sur le même pied d'égalité et ne reconnaissent pas de différences entre elles pour des caractères aussi importants que leur aptitude à la compétition, les stratégies d'occupation de l'espace, leur position trophique, leur origine biogéographique et la structure des guildes. Les contraintes de ces modèles et les difficultés d'ordre statistique qu'ils soulèvent sont telles que le problème des probabilités de colonisation est loin d'être résolu comme en témoigne une littérature très polémique à ce sujet (cf. par exemple Diamond 1975b, Gilpin & Diamond 1982, Diamond & Gilpin 1982, Connor & Simberloff 1979 à propos des avifaunes de l'archipel des Bismarck et des Nouvelles Hébrides, et Alatalo 1982a à propos de celles des îles Galapagos). Diamond (1974) et Lack (1976) entre autres ont fourni de nombreux exemples montrant que les faunes insulaires se recrutent parmi les espèces les plus versatiles dans la sélection de leur habitat et les plus abondantes sur le continent, ce que confirme l'étude des faunes insulaires méditerranéennes.

Quatre causes principales peuvent expliquer qu'une espèce soit exclue d'une île bien qu'elle se trouve sur le continent voisin (Blondel 1985b) : 1) elle peut être si localisée, spécialisée et sédentaire que son taux de dispersion est trop faible pour produire un flux d'immigration suffisant, 2) ses capacités de dispersion sont trop médiocres pour que la barrière maritime soit franchie (île trop lointaine), 3) son implantation peut être empêchée par manque de biotopes favorables, 4) sa colonisation est « refusée » par les espèces déjà en place qui s'opposent par quelque forme de compétition à l'absorption d'une espèce supplémentaire. Cette question peut être abordée en passant à une autre échelle, celle de la composition des faunes régionales.

### Avifaune de la Corse

La Corse est une île de 8 700 km<sup>2</sup> qui culmine à 2 700 m. Son altitude moyenne est de 568 m contre 342 m pour la France continentale. Elle est donc vraiment une « montagne dans la mer » ce qui implique une grande diversité de biotopes. La Corse est à 80 km des côtes de Toscane et n'a pas été reliée au continent depuis le début du Pliocène (crise Messinienne). Cent neuf espèces d'oiseaux y nichent régulièrement (Blondel & Frochot 1976, Thibault 1983) auxquelles s'ajoutent 16 nicheurs occasionnels (cf. Blondel 1985b, p. 509-510). Malgré la grande taille de cette île et sa proximité du continent, le nombre d'espèces d'oiseaux nicheurs est inférieur de 37 % à celui de trois régions continentales similaires (tabl. V-1). L'examen de l'identité et des caractères biologiques de l'avifaune révèle que l'appauvrissement insulaire n'affecte pas de la même façon tous les groupes. Certains sont à peine appauvris : ce sont d'une part les oiseaux qui se nourrissent dans l'espace aérien : Hirondelles, Martinets, Engoulevent (il en est de même mais de façon encore plus spectaculaire pour les mammifères, la richesse en Chauve-souris étant particulièrement élevée en Corse), d'autre part les espèces plus ou moins anthropophiles, notamment les Moineaux (trois espèces en Corse, comme sur le continent) et beaucoup de Fringilles adaptés aux milieux ouverts et variés (neuf espèces en Corse, dix sur le continent). D'autres groupes en revanche sont très appauvris. C'est le cas des Galliformes, Falconiformes, Strigiformes, Piciés, Alaudidés, Motacillidés, Laniidés, Sylviidés à l'exception du genre *Sylvia*, Paridés et Embérizidés. L'examen des listes faunistiques montre aussi que les espèces qui manquent sur les îles sont souvent de grandes espèces dont les chances de colonisation paraissent moindres

que celles des espèces plus petites. Parmi les Strigiformes, la plus grande espèce qui niche en Corse est la Chouette effraie *Tyto alba* (330 g) mais il manque la Chouette hulotte *Strix aluco* (500 g) et le Hibou grand-duc *Bubo bubo* (2 000 g), pourtant communs sur le continent. Parmi les Pics, les seules espèces qui nichent en Corse sont le Torcol *Jynx torquilla* (35 g) et le Pic épeiche *Picoides major* (76 g) mais il manque le Pic vert *Picus viridis* (160 g) et le Pic noir *Dryocopus martius* (280 g), bien que les biotopes favorables pour ces deux espèces ne manquent pas. Le phénomène se retrouvera à l'échelle des peuplements.

Quelles sont les causes possibles de l'absence de ces 70 espèces qui se trouvent sur le continent mais pas en Corse ? On peut en invoquer quatre (Blondel 1985b).

TABLEAU V-1. — Comparaison du nombre d'espèces d'oiseaux nicheurs en Corse et dans trois régions comparables du Midi méditerranéen continental (d'après BLONDEL et FROCHOT 1976).

Région	Superficie (Km <sup>2</sup> )	Altitude max. (m)	Nombre d'espèces
Corse	8700	2700	138
Alpes Maritimes et Var	10320	2800	170
Bouches du Rhône et Vaucluse	8850	1912	173
Pyrénées Orientales et Aude	10480	2800	172

1) **L'île est l'extérieur de l'aire géographique de distribution de ces espèces.** Un critère objectif peut être de ranger dans cette catégorie les espèces qui sont également absentes d'Italie du Sud, des autres grandes îles de la Méditerranée et d'Afrique du Nord. Cette cause peut être invoquée pour 12 espèces, en particulier les espèces forestières d'origine boréale comme le Tétraz lyre *Tetrao tetrix*, la Gelinotte *Tetrastes bonasia* ou la Chouette de Tengmalm *Aegolius funereus*.

2) **Défaut de dispersion.** Bien que les difficultés de franchissement de barrières marines, même de faible largeur, puissent expliquer l'absence de certaines espèces d'oiseaux sur les îles, en particulier en région tropicale (Abbott & Grant 1976, Terborgh 1975, Diamond 1977, Abbott 1980, Karr 1982), une telle explication n'est pas réaliste en Méditerranée. Cette région est survolée chaque printemps par des millions d'oiseaux lors de leurs migrations de retour (Blondel 1969, Moreau 1972), et beaucoup d'espèces font halte sur les îles de la Méditerranée sans qu'aucune ne s'y arrête pour nicher, bien que les biotopes favorables ne manquent pas et qu'elles entretiennent des populations nicheuses en Méditerranée continentale européenne et africaine. Simpson (1940) a fait une distinction entre la dispersion de type « sautemouton » où les distances à parcourir pour coloniser les îles sont à l'intérieur des limites de l'aire de dispersion normale des espèces et la dispersion de type « coup de balai » (*sweepstake*) qui nécessite l'intervention d'événements rares et improbables comme une tornade emportant une petite bande d'individus sur des distances considérables. Si la chance veut que cette petite bande échoue dans un milieu favorable, elle pourra éventuellement faire souche. C'est ce type de dispersion qui a dû se produire pour apporter aux Galapagos l'ancêtre des Pinsons de Darwin et aux Hawaï l'ancêtre des Drépanidés. C'est lui aussi qui explique que les sept espèces



d'oiseaux endémiques de l'archipel de Tristan da Cunha-Cough, situé à 3 000 km du cap de Bonne-Espérance et à 4 000 km de la Patagonie soient probablement dérivées de groupes ancestraux d'origine américaine plutôt qu'africaine. C'est lui enfin qui, un beau jour de janvier 1937, apporta au Groenland quelques Grives littorales *Turdus pilaris* qui réussirent à s'implanter sur l'île (Salomonsen 1950). Mais la situation géographique des îles de la Méditerranée est telle qu'aucune n'est à l'extérieur des limites du premier type de dispersion. Cette cause de l'absence de certaines espèces d'oiseaux en Corse doit raisonnablement être écartée.

3) **Manque de biotopes favorables.** C'est la thèse que Lack (1969a, 1976) retient en priorité pour expliquer l'appauvrissement des faunes insulaires. Bien que cette cause paraisse logique, elle est étayée par très peu de travaux si l'on excepte ceux de Watson (1964) sur les îles de la mer Égée, ceux de Power (1972) sur les îles Channel en Californie et ceux de Johnson (1975) sur les montagnes isolées du Grand Bassin aux États-Unis. On se contente habituellement d'inférer la diversité des biotopes de la diversité géotopographique qu'exprime l'altitude. Cette démarche est logique en première approximation (Abbott 1978) mais insuffisante dans le détail car elle ne permet pas d'étudier l'influence de ce facteur pour chaque espèce en particulier. Outre le problème de la disponibilité en biotopes se pose aussi celui de leur superficie nécessaire à l'édification de populations assez abondantes pour être viables. Ce point a été examiné dans le chapitre précédent. Dans le cas de la Corse, certaines absences peuvent être dues à ce facteur, notamment celle de grandes espèces dont la sous-représentation est notoire dans les principales familles d'oiseaux. Seize espèces peuvent entrer dans cette catégorie parmi lesquelles plusieurs oiseaux d'eau (Aigrettes, Hérons, Sternes) qui tentèrent à plusieurs reprises de nicher dans les quelques zones humides de la plaine orientale mais ne parvinrent jamais à s'établir durablement (Thibault 1983). Il n'est pas exclu enfin que l'estimation que nous faisons de l'aptitude d'un biotope à convenir à une espèce soit basée sur des critères beaucoup trop grossiers. Un biotope apparemment favorable peut ne pas l'être réellement, surtout pour des espèces spécialisées incapables de s'adapter à des conditions insulaires quelque peu différentes (Morse 1971). Par exemple, les Pouillots véloce *Phylloscopus collybita* et de Bonelli *Ph. bonelli*, pourtant très abondants sur les deux rives de la Méditerranée, ne nichent pas en Corse. Il est possible que leur absence soit due à l'inexistence sur la plus grande partie de l'île d'une strate herbacée dont ils ont besoin pour construire leur nid, mais que les vaches et cochons se chargent d'éliminer à peu près partout depuis des temps immémoriaux.

4) **Compétition.** Pour 42 des 70 espèces qui manquent en Corse, leur absence ne peut s'expliquer ni par défaut de dispersion, ni par manque de biotopes. L'explication fournie par la théorie de MacArthur & Wilson est que l'équilibre entre immigration et extinction est réalisé par compétition interspécifique au sein de communautés qui sont saturées en espèces et en individus : aucune espèce ne peut s'intégrer au peuplement sans qu'une autre ne le quitte par extinction. C'est le concept de « communauté fermée », laquelle s'oppose à l'invasion par compétition directe ou compétition « diffuse » (MacArthur 1972b). L'importance de la compétition a été soulignée d'une autre façon par Lack (1969a, 1976) fait remarquer qu'en raison d'une moindre diversité des biotopes et des ressources sur les îles, les faunes sont saturées avec un moindre nombre d'espèces mais chacune élargit sa niche. Cet auteur (Lack 1971) cite en effet de nombreux cas convaincants d'élargissement de

niche qui ont pour effet d'augmenter l'abondance des populations locales au détriment des richesses spécifiques. Malheureusement, l'hypothèse de compétition est très difficile à tester expérimentalement, notamment sous sa forme « diffuse » parce qu'il faudrait procéder par suppression, adjonction ou substitution de populations, ce qui, outre les difficultés pratiques, n'est guère recommandé en milieu insulaire. Cette difficulté sera partiellement contournée dans le paragraphe suivant en faisant appel à des « expériences naturelles » réalisées par comparaison de peuplements continentaux et insulaires. Il n'empêche que les multiples cas de remplacements géographiques d'espèces (*Alectoris*, cf. Chap. II, *Crocidura*, cf. *Infra*), déplacements de caractères, glissements et élargissements de niche dans les îles sont tout de même de bonnes indications que quelque forme de compétition actuelle ou passée joue un rôle important dans la structuration des peuplements insulaires. Plusieurs exemples ont été donnés au Chapitre III.

Certaines absences apparemment inexplicables d'oiseaux en Corse suggèrent l'existence d'une compétition pour la nourriture et/ou l'espace. Pour les Falconiformes, la nourriture peut être trop rare et les biotopes trop exigus pour entretenir plus de deux espèces. Alors qu'il y a 6 espèces de micromammifères sur le continent, il n'y en a que deux en Corse et des proies aussi importantes et régulières sur le continent que le Campagnol roussâtre *Clethrionomys glareolus*, le Campagnol provençal *Pitymys duodecimcostatus* et le Campagnol des champs *Microtus arvalis* font défaut en Corse. De nombreux cas d'espèces qui ont tenté, mais sans lendemain, de s'établir sur l'île, par exemple le Rollier *Coracias garrulus*, le Pic vert *Picus viridis*, le Pic épeichette *Picoides minor*, la Pie *Pica pica*, la Fauvette orphée *Sylvia hortensis* et bien d'autres suggèrent, sans qu'aucune preuve ne puisse malheureusement être apportée, que quelque mécanisme de compétition s'oppose à leur implantation.

Un examen plus approfondi de cette question nécessite de changer d'échelle et de passer à celle des peuplements. Comme ce sont les faunes forestières qui présentent les plus fortes modifications de composition et de structure, c'est elles qui seront choisies pour étudier les phénomènes d'insularité à cette échelle.

### Composition, structure et dynamique des peuplements

Je ne rappellerai ici que brièvement les principaux résultats d'études largement développées ailleurs (Blondel 1979, 1981, 1985b, Blondel *et al.* sous presse, Martin 1982). La question qui se pose est la suivante : l'appauvrissement des faunes à l'échelle régionale de la Corse s'accompagne-t-il d'une réduction en nombre d'individus proportionnelle au nombre d'espèces manquantes, ou bien existe-t-il des mécanismes compensateurs tels que l'espace écologique est saturé en individus comme sur le continent, mais selon des normes différentes de distribution ? Autrement dit, les peuplements insulaires sont-ils une réduction simplifiée des peuplements continentaux (fig. V-5C) ou bien les espèces présentes augmentent-elles leurs densités de manière à remplir l'espace écologique laissé vacant par les compétiteurs absents (fig. V-5B) ? La littérature abonde d'exemples qui prouvent que les peuplements insulaires présentent d'importants changements dans la façon dont les espèces utilisent l'espace écologique. Ces changements sont habituellement interprétés comme une conséquence de la modification des interactions entre espèces dans ces peuplements appauvris où la compétition interspécifique doit être moins sévère que sur le continent (Crowell 1962, Grant 1966a, 1966b, 1968, MacArthur *et al.* 1966,

1972, Selander 1966, Keast 1968b, Lack 1969a, 1976, Diamond 1970a, 1970b, 1973, 1975b, Cody 1974, Yeaton 1974, Yeaton & Cody 1974, Cox & Ricklefs 1977, Blondel 1979, 1981, 1985b, Abbott 1980, etc.). Mais ces interprétations de la causalité de ces changements, et même leur existence, ont été contestées par Simberloff (1978, 1980a, 1983), Haila *et al.* (1982) et Haila & Järvinen (1983).

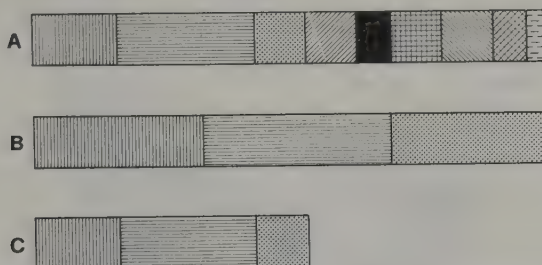


FIG. V-5. — Diagramme illustrant le concept de compensation de densité en milieu insulaire. Chaque diagramme représente un peuplement et la densité des espèces est proportionnelle à la longueur des segments. Par rapport à un peuplement continental A composé de 9 espèces, le peuplement insulaire appauvri B composé de trois espèces présente la même densité totale ; il y a compensation de densité. Le peuplement C se compose également de trois espèces mais leurs densités sont les mêmes que celles du peuplement continental (d'après WILLIAMSON 1981).

Qu'en est-il en Corse ? La comparaison de la composition, de la structure et de la dynamique des peuplements d'oiseaux le long de deux successions écologiques homologues, l'une en Corse et l'autre sur le continent, a donné les résultats suivants.

1) Sur l'ensemble des six biotopes qui s'échelonnent entre des matorrals bas (0,50 m) et une vieille forêt de Chêne vert, il y a 48 espèces sur le continent et 42 en Corse. Sur ces 90 espèces, 25 sont communes aux deux gradients. L'appauvrissement insulaire à l'échelle de ce « secteur » est donc modéré et moins marqué que celui qui fut constaté à l'échelle régionale de la Corse dans son ensemble (13 % contre 37 %). Malgré cet appauvrissement, il y a en moyenne plus d'espèces par biotope en Corse qu'en Provence dans les matorrals (26,7 espèces contre 12,7) mais beaucoup moins dans la forêt (18 contre 23). Chaque espèce habite en moyenne 2,25 biotopes en Provence et 4,05 en Corse. Il y a donc un élargissement considérable de l'amplitude d'habitat des espèces insulaires, ce qu'expriment la figure V-6 où le phénomène est traduit à l'échelle de la structure globale des deux gradients (Blondel *et al.* sous presse), et la figure V-7 où sont représentés les profils de chacune des espèces communes aux deux successions. On note que ce sont bien les espèces forestières, en particulier *Picoides major*, *Regulus ignicapillus*, *Erithacus rubecula*, *Turdus merula*, *Parus ater*, *P. major*, *P. caeruleus*, *Troglodytes* et *Fringilla coelebs* qui présentent sur l'île, par rapport au continent, les plus forts déplacements d'habitat en direction des matorrals.

2) Les densités spécifiques totales sont toujours plus élevées en Corse qu'en Provence. A l'échelle des deux gradients, il y a 40,4 couples/10 ha en Corse contre 28,9 sur le continent. Il s'agit du phénomène de compensation des densités (MacArthur *et al.* 1972) correspondant au schéma B de la figure V-5. Comme les richesses sont moindres sur l'île, les densités spécifiques moyennes y sont beaucoup plus éle-



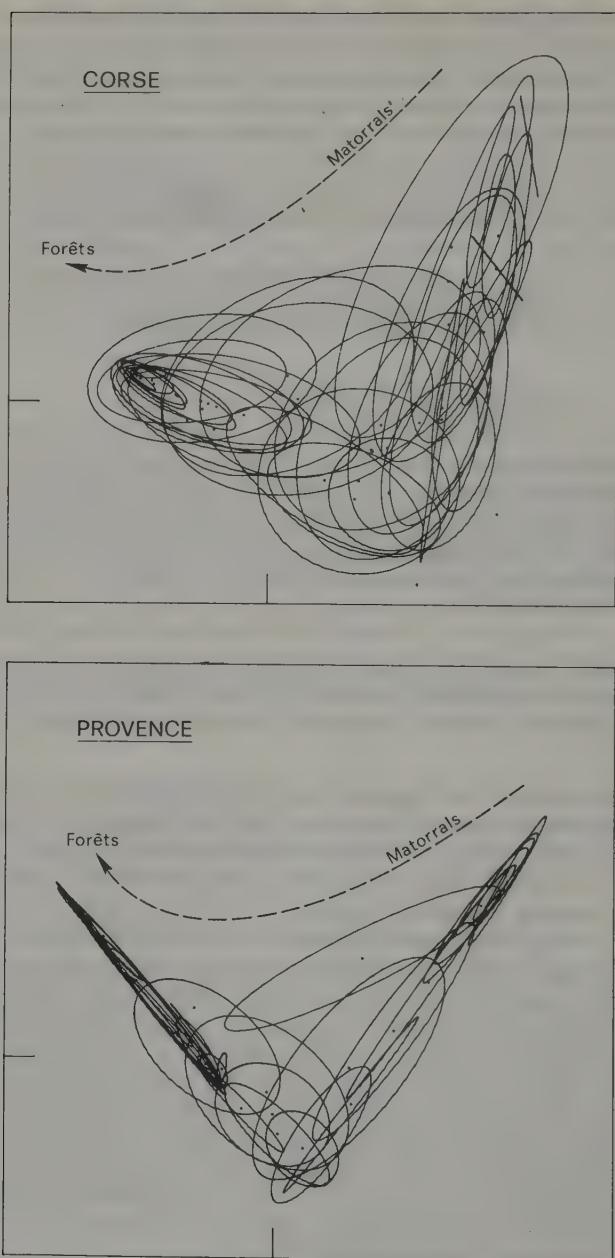


FIG. V-6. — Illustration par analyse des correspondances multiples de l'élargissement de l'amplitude d'habitat des oiseaux nicheurs d'une succession écologique en Corse (en haut) par rapport à son homologue continentale (en bas). Calculé sur les fréquences des espèces dans six stades des successions dont le sens d'évolution va de droite (matorrals bas) à gauche (forêt mature) (BLONDEL *et al.* sous presse).

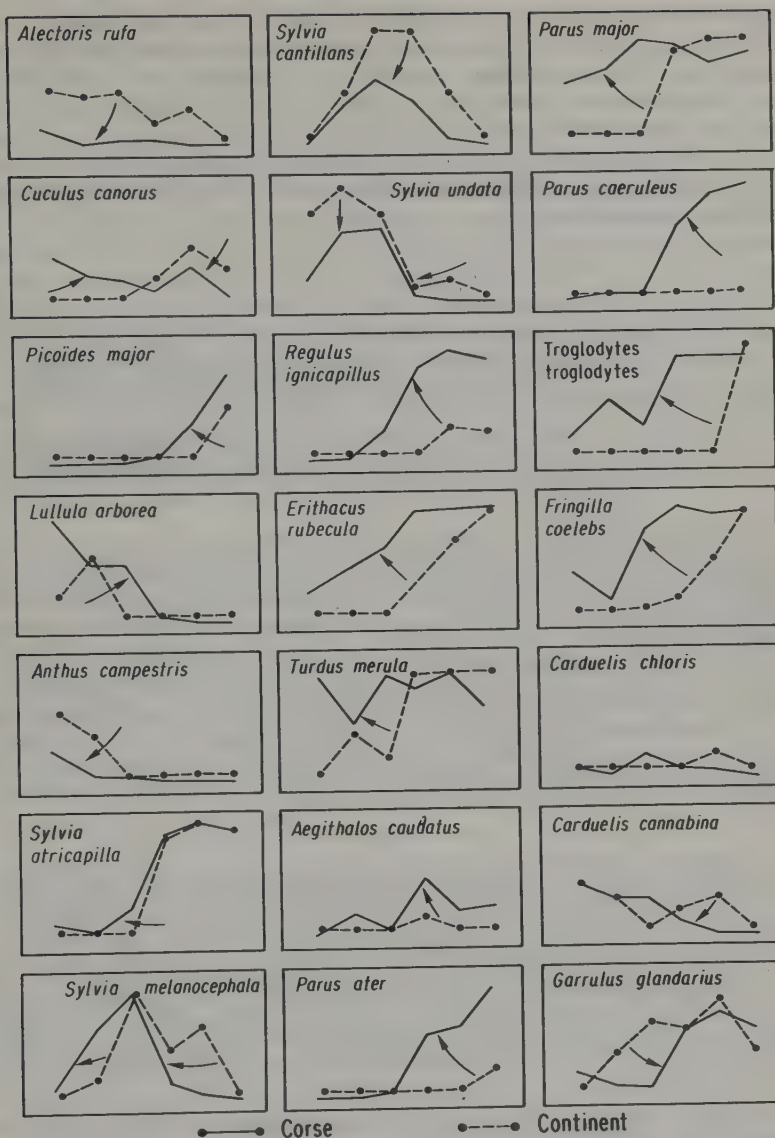


FIG. V-7. — Profils écologiques comparés des 21 espèces d'oiseaux présentes dans les deux successions, continentale et corse. Trait plein = Corse, tireté = continent ; sens de la succession = de gauche à droite. Les flèches indiquent le sens des changements de sélection de l'habitat en milieu insulaire par rapport au milieu continental, cf. texte (BLONDEL *et al.* sous presse).

vées qu'en Provence : 0,96 couples/ha contre 0,60 sur le continent. Ce phénomène est particulièrement net dans le dernier stade des gradients (fig. V-8) où il y a respectivement 60,9 couples/10 ha pour 23 espèces en Provence et 64,1 couples/10 ha pour 18 espèces en Corse. Quatre espèces, la Mésange bleue *Parus caeruleus*, la

Mésange charbonnière *P. major*, la Mésange noire *P. ater* et le Roitelet triple-bandeau *Regulus ignicapillus* augmentent de façon spectaculaire leurs densités sur l'île. Or toutes sont de petites espèces forestières très répandues sur le continent. Une prime à la colonisation semble donc favoriser les petites espèces généralistes en quelque sorte préadaptées à élargir leur niche. On remarque enfin sur la fig. V-8 que les « queues de distribution » sont davantage distendues en Corse qu'en Provence, et cela illustre la tendance à la sous-représentation sur les îles des espèces rares à faibles effectifs.

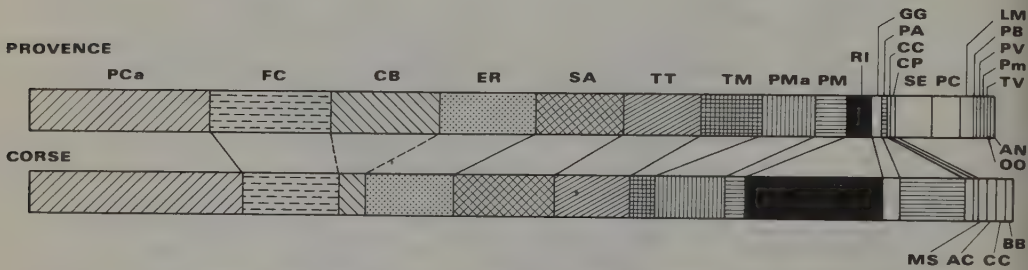


FIG. V-8. — Diagrammes illustrant la composition de deux peuplements d'oiseaux dans deux vieilles forêts de Chêne vert, l'une en Provence (en haut), l'autre en Corse (en bas). La longueur des segments est proportionnelle à la densité de chaque espèce. Noter le moindre nombre d'espèces rares en Corse. PCa = *Parus caeruleus*, FC = *Fringilla coelebs*, CB = *Certhia brachydactyla* (*C. familiaris* en Corse), ER = *Erithacus rubecula*, SA = *Sylvia atricapilla*, TT = *Troglodytes troglodytes*, TM = *Turdus merula*, PMa = *Parus major*, PM = *Picoides major*, RI = *Regulus ignicapillus*, GG = *Garrulus glandarius*, PA = *Sitta europaea*, CC = *Cuculus canorus*, CP = *Columba palumbus*, SE = *Sitta europaea*, PC = *Phylloscopus collybita*, LM = *Luscinia megarhynchos*, PB = *Phylloscopus bonelli*, PV = *Picus viridis*, Pm = *Picoides minor*, TV = *Turdus viscivorus*, AN = *Accipiter nisus*, OO = *Oriolus oriolus*, MS = *Muscicapa striata*, AC = *Aegithalos caudatus*, CC = *Carduelis citrinella*, BB = *Buteo buteo*.

3) Bien que la quantité d'individus soit beaucoup plus élevée en Corse qu'en Provence, la biomasse totale est du même ordre de grandeur dans les deux régions, notamment dans le dernier stade forestier (2 029 g/10 ha en Provence et 1 967 g/10 ha en Corse). Puisque pour une biomasse totale identique, les peuplements insulaires comptent 28 % d'individus en plus que leurs homologues continentaux, la taille moyenne des espèces est plus petite en Corse que sur le continent. Ces résultats confirment ceux de l'analyse régionale : les grandes espèces sont sous-représentées sur l'île.

En résumé, ces résultats confirment 1) que les peuplements d'oiseaux de Corse sont appauvris par rapport à ceux du continent, 2) que les colonisateurs se recrutent surtout parmi les petites espèces généralistes répandues sur le continent, 3) lesquelles sont capables d'assouplir leurs normes de sélection de l'habitat en élargissant la gamme des biotopes colonisés, d'où un chevauchement plus large des populations dans l'espace écologique insulaire. Ces résultats rejoignent ceux de MacArthur *et al.* (1972), Yeaton (1974) et Yeaton & Cody (1974) entre autres, et confirment que les peuplements insulaires ne sont pas simplement une réduction par appauvrissement des communautés continentales, mais qu'ils correspondent à un autre type d'organisation et de fonctionnement avec d'autres systèmes de coactions inter et intra-spécifiques et probablement d'autres mécanismes de régulation. Ce



point sera abordé au chapitre suivant par l'examen comparé de la biologie des populations de Mésanges en milieu continental et insulaire.

### Les mammifères des îles méditerranéennes

L'histoire naturelle des faunes mammaliennes insulaires est très différente de celle des oiseaux et cela pour deux raisons majeures. La première, c'est que les étendues marines sont des obstacles à la dispersion beaucoup plus puissants pour les mammifères que pour les oiseaux et la seconde, c'est que par suite d'une activité humaine ancienne de près de 9 000 ans dans la plupart des grandes îles méditerranéennes, les peuplements de mammifères ont été davantage affectés que ceux des oiseaux par les extinctions et introductions opérées plus ou moins directement par l'homme.

Quelques faits saillants se dégagent de l'examen des faunes mammaliennes insulaires, plus particulièrement celles de Corse.

#### Mammifères non volants : des peuplements d'origine anthropique

Les faunes mammaliennes sont particulièrement appauvries dans la plupart des grandes îles comme l'ont montré Alcover (1979) à propos des mammifères des Baléares et Cheylan (1984) pour les îles de Méditerranée occidentale. On note en particulier un déficit remarquable d'espèces forestières, de carnivores, d'espèces liées au milieu aquatique et d'insectivores. Alors que sur la bordure nord de la Méditerranée, il y a huit espèces de Musaraignes, il n'y en a qu'une ou deux sur les grandes îles (Poitevin 1984). La famille des microtidés est particulièrement appauvrie alors que celle des muridés l'est beaucoup moins, comme ailleurs en région méditerranéenne. Avec 17 espèces de mammifères en Corse contre 45 dans une zone de superficie semblable sur le continent, l'appauvrissement est de 62 % (Cheylan 1984) contre 30 % chez les oiseaux.

Les manipulations exercées par l'homme ont causé extinctions et bouleversements de la composition des peuplements sans commune mesure avec ce qu'ont subi les oiseaux. Il est vrai que les documents paléontologiques sont bien plus nombreux pour les mammifères que pour les oiseaux mais, mises à part quelques rares espèces comme *Tyto balearica* (Mourer-Chauviré *et al.* 1980), il est peu probable que des extinctions importantes d'oiseaux aient eu lieu du fait de l'homme. Les faunes mammaliennes ont par contre été bouleversées au cours de l'Holocène, et toutes les espèces endémiques qui préexistaient à l'homme se sont éteintes avec son arrivée, soit du fait de l'action directe de ce dernier (chasse), soit indirectement par le biais d'éliminations par des compétiteurs ou des prédateurs introduits. Dans un travail très fouillé, Vigne (1983) a en effet montré que tous les mammifères non volants de Corse ont été introduits plus ou moins volontairement par l'homme à des périodes qui peuvent être très anciennes (VII<sup>e</sup> Millénaire au moins), et que l'endémisme subs-pécifique actuel de plusieurs espèces dérive par marronnage d'espèces introduites comme gibier (Cerf) ou comme animaux domestiques, y compris le Mouflon et le Sanglier. Des exemples d'extinctions d'espèces endémiques sont par exemple *Prolagus sardus* en Corse, *Myotragus balearicus*, bovidé endémique qui fut exterminé par l'homme aux Baléares (Alcover 1979). Le peuplement mammalien spontané des grandes îles méditerranéennes était entièrement endémique au niveau spécifique et même générique mais particulièrement pauvre. Il a comporté des faunes très parti-

culières qui se sont éteintes au Pléistocène supérieur : Éléphants (*Elephas* sp.) et Hippopotames (*Hippopotamus*, *Phanorius*) nains en Sicile, Malte, Grèce et Chypre. Avant l'arrivée de l'homme, il n'y avait en Corse que quatre ou cinq espèces de mammifères survivants d'une faune Pléistocène plus riche mais dont 6 espèces au moins se sont éteintes avant l'arrivée de l'homme pour des raisons inconnues. Les espèces endémiques qui survécurent à ces extinctions (*Episoriculus* cf. *corsicanus*, *Prolagus sardus*, *Rhagamys orthodon*, *Meridiopitymys henseli*) disparurent peu après l'arrivée de l'homme (Vigne 1983). Les données dont on dispose pour d'autres grandes îles méditerranéennes (Baléares, Sardaigne) montrent que leur peuplement mammalien actuel est le résultat d'une colonisation postglaciaire entièrement sous l'influence de l'homme et qui a remplacé une faune tardiglaciaire très appauvrie. Ces introductions constituèrent un mode d'immigration particulier qui a sélectionné des espèces faisant partie de l'univers culturel et géographique des groupes humains qui les ont introduites volontairement ou non. Il s'agit, soit de petites espèces commensales de l'homme involontairement apportées (*Crocidura*, *Pachyurus*, *Mus*), soit des espèces qui lui étaient avantageuses comme gibier ou comme animaux d'élevage. D'où un peuplement très disharmonique particulièrement appauvri en prédateurs puisque ces derniers entrent directement en conflit avec les intérêts de l'homme. Un tel peuplement n'apporte évidemment aucune indication sur les processus naturels de colonisation en fonction des caractères biologiques des espèces.

La situation est donc radicalement différente de celle des oiseaux dont l'histoire des peuplements, esquissée au Chapitre II, ne diffère pas sensiblement de ce qu'elle fut sur le continent voisin. Alors que le peuplement d'oiseaux n'a dû subir que peu de modifications, au moins dans sa composition taxinomique, depuis sa mise en place au cours de l'Holocène, celui des mammifères fut en revanche complètement bouleversé mais considérablement enrichi. D'après Alcover *et al.* (1981), il ne comptait au Pléistocène supérieur que trois espèces aux Baléares contre 14 aujourd'hui et cinq à neuf espèces sur le bloc Corso-sarde contre vingt aujourd'hui.

Cependant, malgré le caractère récent des faunes mammaliennes, une variation est déjà sensible sur de nombreuses espèces et l'endémisme subsppécifique est élevé en Corse (Vigne 1983). On observe aussi dans la plupart des grandes îles de remarquables remplacements géographiques d'espèces : dans un peuplement donné, il n'existe habituellement qu'une seule espèce par genre, voire par famille. Par exemple, *Crocidura russula* se trouve en Sardaigne, Sicile et à Ibiza tandis que *C. suaveolens* existe à Malte, en Corse, en Crète, à Minorque et à Porquerolles (Poitevin 1984). Cette situation de vicariance, également signalée sur les îles de la Manche et de l'Atlantique par Heim de Balsac & de Beaufort (1966), suggère fortement l'existence de mécanismes d'exclusion par compétition car il est bien probable que, comme pour les *Alectoris* (cf. Chap. II, fig. II-7), toutes ces espèces ont eu, à un moment ou l'autre de leur histoire, l'occasion d'arriver sur toutes les îles. On sait en effet (Poitevin 1984) que ces deux Musaraignes s'excluent mutuellement sur le continent.

Enfin, des déplacements de caractères, glissements de niche, modifications de fonctionnement démographique des populations, ont été signalés sur plusieurs espèces : le Rat noir (Cheylan 1982), la Souris domestique (Orsini 1982) et la Musaraigne *Crocidura suaveolens* (Poitevin 1984). Ces remplacements géographiques et ces modifications d'ordre morphologique, écologique et démographique signifient

que quels qu'aient été le nombre et l'identité des espèces introduites, ces dernières ont acquis, tant à l'échelle des peuplements qu'à celle des populations, un syndrome d'insularité déjà décelable. La rapidité de ces ajustements écologiques et évolutifs suggère l'existence de fortes pressions de sélection directionnelle.

### Le cas des Chauve-souris

En revanche, le statut des Chiroptères, dont les moyens de dispersion sont semblables à ceux des oiseaux, est très différent. Avec 24 espèces sur les 30 qui existent dans la faune de France (SEPMF 1984, Orsini *com. cor.*), la richesse de la Corse en Chauve-souris est à peu près la même que celle des régions continentales voisines. Il n'y a donc pas d'appauvrissement insulaire chez cet ordre. Or ces animaux sont des planctonophages aériens, comme les Hirondelles et les Martinets qui, nous l'avons vu, sont également à peu près aussi bien représentés en Corse que sur le continent. Voilà un bel exemple du rôle majeur que jouent les attributs morphologiques et les caractères biologiques des espèces dans leurs probabilités de colonisation des îles.

## STRATÉGIES DE SURVIE EN MILIEU ISOLÉ

Peut-on, à partir des études de cas développées dans ce chapitre et des innombrables travaux réalisés sur les faunes insulaires, dégager quelques caractères généraux de leurs stratégies de survie à l'échelle des populations et à celle des peuplements ? Que les faunes insulaires soient appauvries, que les assemblages d'espèces qui coexistent soient modifiés, que la niche, les paramètres démographiques et bien d'autres traits de l'histoire naturelle des populations soient différents de ce qu'ils sont sur le continent, que tout cela soit associé à des différences de morphologie, c'est l'évidence. Ces différences d'ordre biogéographique, écologique et évolutif interviennent à trois étapes du processus de colonisation : la première étape concerne les probabilités d'immigration qui dépendent de l'aptitude dispersive des espèces et de certains caractères de l'île ; la seconde concerne le sort de la progéniture qui vient d'arriver : ses performances dans le domaine de la sélection de l'habitat, de l'aptitude compétitrice et de la démographie conditionnent ses chances d'implantation durable ; la troisième enfin est d'ordre évolutif : dans quelle mesure les conditions nouvelles offertes par l'environnement insulaire exercent-elles des pressions de sélection qui se traduisent par l'émergence de phénotypes différents et mieux adaptés à cet environnement que ceux des populations mères dont ils sont issus ?

### Ajustements écologiques

Le premier caractère des faunes insulaires est que les assemblages d'espèces qu'on y rencontre ne sont pas un échantillon aléatoire des peuplements de la source continentale voisine. L'évidence accumulée par de nombreux auteurs contredit les conclusions de Simberloff (1970, 1980a) et de Connor & McCoy (1979) selon lesquelles les peuplements insulaires sont un échantillon aléatoire du pool d'espèces de la



source continentale. Il existe un tri parmi les candidats à la colonisation et ce tri favorise les petites espèces généralistes. L'implantation durable des immigrants sera d'autant plus probable que les populations réussiront à acquérir les caractères suivants :

### Populations abondantes

Ce point, déjà discuté au Chapitre IV, a été développé par MacArthur *et al.* (1972) et par Blondel (1979). Les risques d'extinction des populations sont inversement proportionnels à leur abondance. Ils seront d'autant plus faibles que cette abondance est plus élevée et en tout cas supérieure au seuil critique d'extinction examiné au chapitre précédent. Comme sur un territoire de superficie donnée une petite espèce est représentée par des effectifs plus importants qu'une grande, elle sera favorisée en milieu insulaire. Parmi les différentes espèces d'une même famille, ce sont presque toujours les plus petites que l'on rencontre sur les îles et la surreprésentation des passereaux dans les îles est un caractère assez général. L'augmentation des densités spécifiques est souvent interprétée comme une simple conséquence du relâchement de la compétition interspécifique du fait de l'appauvrissement en espèces et d'une accentuation corollaire des pressions de compétition intraspécifique qui pousse les populations à envahir les marges de leur biotope optimal. La dispersion des individus dans de multiples biotopes augmente les chances qu'une population trouve un refuge d'où elle pourrait relancer ses effectifs dans le cas où elle serait décimée ailleurs par quelque catastrophe. C'est certainement un facteur important d'étalement des risques (den Boer 1968, Reddingius & den Boer 1970). A ce mécanisme se superpose un système de régulation démographique dans lequel les survies individuelles sont élevées du fait de la stabilité des bioclimats insulaires. Tout se passe comme si les baisses de fécondité qu'on observe généralement sur les îles (Crowell & Rothstein 1981, Chap. VI) sont compensées par un surcroît d'investissement dans les survies individuelles. Il en résulte une moindre variabilité des effectifs, donc une moindre vulnérabilité à l'extinction.

### Élargissement des niches

La littérature abonde d'exemples qui montrent que beaucoup d'espèces présentent sur les îles une niche plus large que sur le continent (réf. dans Lack 1976, Pianka 1974, Grant 1979a, 1979b, Blondel 1979, 1985b, Williamson 1981). D'où l'hypothèse que les espèces généralistes ou celles qui sont prédisposées à le devenir ont plus de chances de coloniser les îles que les spécialistes à niche étroite (Lack 1969a, 1976, Diamond 1975b). Cet élargissement des niches se manifeste aussi au plan du comportement qui est souvent moins stéréotypé sur les îles que sur le continent (Sheppard *et al.* 1968). Beaucoup d'espèces qui sont soit diurnes, soit nocturnes sur le continent peuvent chasser à n'importe quelle heure sur les îles. C'est par exemple le cas de *Crocidura suaveolens* en Corse (Poitevin 1984). Cette moindre stéréotypie du comportement est sans doute elle-même associée au moindre nombre de prédateurs sur les îles, ce qui autorise un relâchement de la vigilance et des techniques d'évitement des prédateurs (Foster 1964, Lawlor 1982). L'élargissement des niches en milieu insulaire est généralement attribué à un relâchement des pressions de compétition interspécifique et d'une accentuation de la compétition intraspécifique conformément au modèle de Svårdson (1949), mais un problème rarement soulevé est de savoir si ces élargissements, qui s'accompagnent ou non de glissements de niche,

sont des adaptations évolutives qui permettent de « ratisser plus large » ou s'il s'agit de réponses écologiques à une distribution différente des ressources (Blondel 1985b). La causalité de l'élargissement de niche est différente dans les deux cas. Beaucoup de vertébrés insectivores paraissent consommer davantage d'invertébrés prédateurs, notamment des araignées, sur les îles que sur le continent. Or certains travaux, par exemple ceux de Drewry (1970), de Janzen (1973a, 1973b) et d'Allan *et al.* (1973) ont montré que des communautés d'arthropodes dans les îles Caraïbes comportent une proportion particulièrement élevée d'araignées. L'élargissement de la niche, au moins pour la dimension alimentaire de cette dernière, ne peut être prouvée que si l'on fait, conjointement à la mesure de la niche, l'inventaire des ressources disponibles ce qui, à ma connaissance, n'a jamais été fait de façon intensive. Il est possible que les différences de niche en milieu insulaire ne reflètent qu'une modification, souvent par appauvrissement, de la ressource qui constitue la dimension de la niche étudiée. Dans certains cas, l'élargissement des niches constaté sur les îles peut être simplement lié à la variation géographique de facteurs qui n'ont rien à voir avec les autres espèces des peuplements (James *et al.* 1984). Des études soigneuses de type expérimental, semblables à celles qu'ont faites Roughgarden *et al.* (1983) sur les *Anolis* des Caraïbes, sont nécessaires.

### Développement de la sédentarité

Lorsqu'une espèce a réussi à s'implanter sur une île, l'édification de populations abondantes et stables constitue un avantage adaptatif qui diminue les risques d'extinction. De telles populations devraient donc avoir intérêt à se sédentariser. On le constate sur les îles méditerranéennes où la proportion des espèces sédentaires est toujours plus élevée que dans des biotopes similaires du continent (tab. V-2).

TABLEAU V-2. — Proportions d'oiseaux sédentaires le long de deux gradients de complexité croissante de la végétation en Provence et en Corse (le stade 1 est une pelouse et le stade 7 une vieille futaie de Chênes verts, BLONDEL 1979).

Stades	:	1	2	3	4	5	6	7
Provence		36	23	52	52	59	70	96
Corse		91	93	93	88	96	99	97

Dans les régions tropicales, la sédentarité de la plupart des espèces est encore plus prononcée. Willis (1974) et Karr (1982) indiquent que la plupart des espèces de la forêt équatoriale humide ne parviennent plus à coloniser le site de Barro Colorado, pourtant distant de quelques centaines de mètres seulement, depuis qu'on l'a insularisé en créant le lac Gatun (canal de Panama). Diamond (1977) cite le cas de la Corneille des Hawaï qui a dû traverser l'océan sur plus de 4 000 km pour atteindre cet archipel volcanique récent mais qui s'avère incapable aujourd'hui de traverser un petit bras de mer de 50 km qui lui permettrait d'atteindre l'île la plus proche de celle où elle resté confinée. Sur les îles très isolées où les faunes endémiques vivent en permanence sous des bioclimats tempérés et prévisibles, les outils de dispersion perdent de leur utilité et les génotypes qui en font l'économie sont favorisés (MacArthur & Wilson 1967). D'où la diminution des structures de dispersion pouvant conduire à l'aptérisme bien connu chez les oiseaux ainsi que chez de nom-

breux insectes (Darlington 1943, Williamson 1981), tout comme l'atrophie des structures de dispersion anémochore chez beaucoup de diaspores végétales (Carlquist 1966, 1974). L'avantage adaptatif de la sédentarité sur les îles est certainement autant une cause qu'une conséquence de l'endémisme (Lack 1969a).

### Modifications évolutives

Les processus écologiques et les processus évolutifs ne sont pas dissociables, je l'ai souvent dit, de sorte que l'acquisition évolutive de formes et de fonctions qui modifient le phénotype ne sont que l'accentuation, que permet l'action du temps sur les génomes, des ajustements écologiques qui favoriseraient la colonisation des îles. Beaucoup de populations insulaires présentent des modifications importantes qui peuvent être d'ordre morphologique, comportemental, démographique ou physiologique. Une population insulaire est supposée être fondée à partir d'un génome réduit de sorte que les changements évolutifs peuvent provenir, soit d'un « effet de fondation », soit d'une sélection directionnelle, soit des deux à la fois. En fait, si les populations sont soumises à une forte sélection directionnelle, cette dernière doit rapidement dominer la variation génétique due à l'effet de fondation parce qu'elle refaçonne le génome dans le même sens, quelle que soit la divergence initiale de ce génome par rapport à celui de la population mère (Soulé 1972, Grant 1979a). C'est ce que suggère la variation très rapide des mammifères de Corse qui furent introduits par l'homme au cours des derniers millénaires. Le problème est de savoir dans quelle mesure les changements évolutifs sont des adaptations à l'environnement insulaire, lequel inclut la structure du biotope, la nature des ressources, le climat et les autres espèces des peuplements. Dans l'hypothèse où le façonnement des communautés est largement déterminé par la compétition, la transformation de la composition taxinomique des faunes insulaires pourrait déplacer vers d'autres optimaux les attributs biologiques qu'on observe sur le continent où le nombre de compétiteurs est plus élevé. Là encore, l'hypothèse de compétition est traditionnellement invoquée pour expliquer les transformations évolutives observées sur les îles (Keast 1968b, Grant 1965, Abbott 1974, Cody 1974). De bons exemples de déplacement de caractères morphologiques produits chez différentes espèces d'un peuplement sous l'effet d'interactions compétitives ont été donnés par Ricklefs & Cox (1972), Abbott *et al.* (1977), Grant (1979a, 1979b), Hendrickson (1981), Case & Sidell (1983), Grant & Schluter (1983) et Roughgarden *et al.* (1983).

Les modifications morphologiques les plus couramment observées ont trait aux outils de préhension de la nourriture. Dans le cas général, ces transformations vont dans le sens d'un élargissement des capacités de l'organisme à exploiter les proies, d'où un élargissement de la dimension alimentaire de la niche. Ce mécanisme est lui-même causé, ou tout au moins facilité, par le moindre nombre de compétiteurs. Chez les oiseaux, ces différences se traduisent par un allongement et/ou un renforcement du bec et du tarse, ce qui leur permet d'exploiter une gamme plus large de proies, notamment quand leurs compétiteurs les plus directs (partenaires d'une même guild) sont absents (Grant 1965). On connaît de multiples exemples de ce genre de variation (Lack 1947, Sheppard *et al.* 1968, Grant 1965, Keast 1968b, Abbott 1974, 1977, 1980, Johnson 1972, Yeaton 1974). Dans certains cas, la variation de la taille du bec est étroitement corrélée avec une ressource précise de l'île. C'est ce qu'ont trouvé Abbott *et al.* (1977) entre la longueur du bec des *Geospiza*



des Galapagos et la taille des graines qu'ils consomment. Higuchi (1976b) trouve également une bonne corrélation entre la taille du bec de la Mésange *Parus varius* et celle des noisettes que cette espèce consomme en hiver. Plus importante que l'augmentation en valeur absolue de la taille des organes d'alimentation est celle de leur variance puisqu'une bonne variabilité morphologique doit favoriser l'exploitation d'une large gamme de ressources par une grande variété de phénotypes. Bien que décelée par van Valen (1965) sur des oiseaux des îles de l'Atlantique, cette tendance au polymorphisme morphologique reste encore largement hypothétique (Abbott 1980).

Chez les mammifères, on observe souvent un accroissement de la taille des mâchoires et des dents. Les souris *Mus m. domesticus* sur la plupart des îles de la Méditerranée, et *M. spretus* aux Baléares présentent un accroissement de la taille des molaires bien que la taille du corps n'ait pas changé (Thaler 1983).

### Nanisme et gigantisme

Un trait d'évolution spectaculaire en milieu insulaire est la divergence des tailles de part et d'autre des moyennes observées sur le continent. Beaucoup d'organismes insulaires deviennent nains ou géants, notamment chez les mammifères, et ce phénomène, bien connu des biogéographes, constitue un exemple célèbre d'évolution sur les îles, érigé en règle générale par van Valen (1973). La plupart des hypothèses avancées pour expliquer ces divergences reposent sur les différences dans l'abondance des ressources et surtout sur le changement dans les interactions interspécifiques, compétition et prédation (Thaler 1973, Case 1978, Heaney 1978, Lawlor 1982). Chez les mammifères, on observe habituellement une augmentation de la taille des rongeurs et une diminution de celle des carnivores, lagomorphes et artiodactyles (Foster 1964). La tendance est aussi au gigantisme des reptiles herbivores (Tortues) et au nanisme des Ophidiens carnivores (Case 1978). Il en résulte une tendance générale au gigantisme des petites espèces et au nanisme des grandes (Heaney 1978) ce qui se traduit, à l'échelle d'un groupe zoologique donné, par une uniformisation des tailles. Quelques exemples célèbres sont les Éléphants et Hippopotames nains des îles de la Méditerranée (Thaler 1973) et des îles Channel en Californie (Philbrick 1967), l'Effraie géante des Baléares (Mourer-Chauviré *et al.* 1980) ainsi que de nombreux oiseaux géants et aptères aujourd'hui éteints : Grand Pingouin de l'Atlantique-Nord, Oiseaux-éléphants de Madagascar, Moa de Nouvelle-Zélande, Dodo de l'île Maurice, un Émeu nouvellement trouvé dans l'île du Kangourou (Parker 1984), un grand Galliforme récemment découvert dans l'île des Pins, en Nouvelle-Calédonie (Poplin *et al.* 1983) et probablement bien d'autres encore inconnus (Mayr 1983).

Angerbjörn (1985) a montré que le Mulot à gorge jaune *Apodemus flavicollis* est plus grand sur l'île de Gotland où n'existent ni compétiteurs ni prédateurs que sur l'île d'Oland où cette espèce coexiste avec le Campagnol roussâtre *Clethrionomys glareolus* et le Campagnol agreste *Microtus agrestis*, et où il existe cinq espèces de Mustélidés. De même, sur certaines îles de la Manche, la Crocidure des jardins *Crocidura suaveolens* est plus grande quand elle est seule que sur l'île de Jersey où elle coexiste avec la Musaraigne couronnée *Sorex coronatus* (Delany & Healy 1966). Poitevin (1984) a relevé un fort accroissement de la taille de la Crocidure des jardins chez les populations de Corse et de Minorque par rapport à celles du Languedoc. D'où l'hypothèse que l'accroissement de taille serait favorisé en l'absence

de compétition et de prédation. La diminution des ressources pour les espèces prédatrices conduirait au nanisme tandis que le fléchissement des pressions de prédation et de compétition conduirait au gigantisme. La diminution des pressions de prédation qui est un caractère régulier des communautés insulaires joue sans doute un rôle décisif dans les modifications de la morphologie. En effet, les espèces dont la stratégie d'évitement des prédateurs est basée sur la grande taille ont intérêt à devenir plus petites, ce qui favorise leur survie dans les espaces confinés où la nourriture est peu abondante. D'un autre côté, les espèces qui échappent aux prédateurs en se cachant (petite taille) ont intérêt à devenir plus grandes puisque la consommation est moins risquée et que l'augmentation de taille favorise l'élargissement du spectre des ressources consommées. La diminution de la prédation favorise donc le nanisme des grands et le gigantisme des petits et cette tendance a été démontrée par Vigne (1983) au moyen d'arguments biométriques à propos des mammifères non volants de Corse.

Mais pour séduisante que soit cette règle, elle est loin d'être universelle et souffre de nombreuses exceptions. C'est ainsi par exemple que la Belette de Corse et la Genette des Baléares sont plus petites que leurs homologues continentales alors que la théorie voudrait que ces carnivores territoriaux, supposés limités dans leurs ressources, soient sujets à une diminution de taille. D'autres explications que les interactions interspécifiques peuvent aussi être avancées à titre d'hypothèses alternatives. Dans le cas du nanisme, un avantage adaptatif de la petite taille pourrait être de favoriser la construction de populations abondantes (cf. *supra*) moins vulnérables aux risques d'extinction stochastique. De fait, outre les mécanismes écologiques de tri, parmi les candidats à la colonisation, des petites espèces, on observe aussi une miniaturisation des animaux insulaires. La Mésange bleue *Parus caeruleus* de Corse est plus légère que celle du continent (Blondel 1985a) et il en va de même pour l'Autour *Accipiter gentilis*, l'Épervier *A. nisus* et la Buse *Buteo buteo* (Thibault 1983). Il est possible enfin que la réduction de taille soit une réponse adaptative à une moindre productivité en ressources ou soit autorisée par le fait que les contraintes métaboliques sont moins sévères dans les écosystèmes insulaires où le climat est plus chaud et plus prévisible que sur le continent. Le rendement énergétique serait alors plus efficace dans les milieux où les températures fluctuent peu et sont proches de la zone de thermoneutralité des organismes.

\*

\* \*

En fait, les populations insulaires isolées depuis longtemps vivent dans des conditions tellement particulières et différentes de celles des continents (biotopes, ressources, climat, relations de compétition et de prédation) que plusieurs causes interviennent pour produire une même structure coadaptée au sein de laquelle il est extrêmement difficile, voire impossible, de dissocier les différents agents de sélection. Les multiples exceptions à la « règle insulaire » de van Valen (1973) suggèrent que les phénomènes de variation évolutive sont souvent des cas singuliers qui dépendent des conditions d'environnement et de peuplement particulières à chaque situation insulaire.

### Spéciation en milieu insulaire

L'évolution en milieu insulaire a conduit aux multiples cas d'endémisme par cladogénèse dont les plus célèbres sont par exemple les Pinsons de Darwin aux îles Galapagos et les Drépanidés et Drosophiles (plus de 500 espèces) aux îles Hawaï. Sur l'archipel de Tristan da Cunha toutes les espèces d'oiseaux terrestres sont endémiques. Cet endémisme est la forme extrême et ultime des processus de variation examinés dans les paragraphes précédents. Dès lors que pour une raison quelconque les populations insulaires ne sont plus reliées à leurs populations-mères continentales par un flux d'immigration, aucun frein ne s'oppose à une spéciation vers des formes endémiques dont l'histoire diverge totalement de celle de leurs ancêtres continentales. De bons exemples où l'interruption du flux génique fut suffisamment long pour permettre une spéciation sont fournis par les cas de doubles invasions. L'île est d'abord colonisée par une population d'origine continentale ; les conditions sont réunies pour qu'elle diverge suffisamment de la population mère pour acquérir le statut d'espèce. Si une autre colonisation a lieu plus tard alors que la première a atteint le statut d'espèce, deux espèces très voisines et de même origine (même population mère) pourront coexister. Ces cas ne sont pas rares : par exemple les Pinsons *Fringilla teydea* et *F. coelebs* aux Canaries, les Bruants *Fringillaria socotrana* et *F. tahapisi* dans l'île de Socotra ou les papillons *Papilio macahon* et *P. hospiton* en Corse et en Sicile (Williamson 1981). La rupture du flux génique peut se faire sur des îles très proches du continent quand les organismes sont de mauvais disperseurs (mammifères de Corse) ou sur des îles beaucoup plus lointaines quand ils sont de bons disperseurs (oiseaux, chauve-souris, Fougères). Pour un groupe donné, le taux d'endémisme est proportionnel à l'isolement géographique. En règle générale plus une île est reculée, moins elle compte d'espèces mais plus le taux d'endémisme est élevé : sur les îles continentales, les taux d'immigration sont plus rapides que l'évolution tandis que sur les îles océaniques, l'évolution est plus rapide que les taux d'immigration. C'est la raison pour laquelle on ne trouvera jamais sur des îles proches des continents comme celles de la Méditerranée des cas d'endémisme aussi spectaculaires que ceux qu'on trouve sur les archipels océaniques lointains.

### Le syndrome d'insularité

L'ensemble des ajustements écologiques et des modifications évolutives acquis par les organismes et les communautés insulaires permet de définir un syndrome d'insularité dont les traits les plus caractéristiques sont :

1) une diminution du nombre d'espèces qui se traduit par l'existence de nouveaux assortiments d'espèces au sein desquels les interactions interspécifiques sont modifiées par une diminution des pressions de compétition et de prédation, 2) une prime à la petite taille : les meilleurs candidats à la colonisation sont les petites espèces parce que la petite taille leur permet de construire des populations numériquement abondantes donc moins vulnérables à l'extinction, 3) un élargissement des niches, c'est-à-dire de la gamme des ressources exploitées par chaque espèce. Tout se passe comme si les espèces qui ont réussi leur implantation sur une île tirent parti, non seulement de leurs ressources propres, mais aussi de celles qui, sur le continent, seraient exploitées par des compétiteurs, 4) une tendance à la sédentarité qui peut



aller jusqu'à la disparition de fonctions aussi importantes que le vol ou la dispersion passive à grande distance, 5) une diminution de la fonction prédatrice qui se comprend puisque les prédateurs sont en moyenne des grandes espèces qui ont besoin de vastes espaces pour être représentées sous des effectifs viables. Les prédateurs souffrent d'un handicap à la colonisation des espaces exigus. La diminution de la fonction prédatrice se traduit par un écrêtement des niveaux trophiques supérieurs et un écrasement des pyramides écologiques.

Tous ces caractères expliquent pourquoi les communautés insulaires qui ont évolué en vase clos pendant longtemps sont particulièrement vulnérables aux moindres accidents. Parmi ces derniers, les plus redoutables sont les activités humaines et celles des animaux domestiques et commensaux qu'il a introduits, chats, chiens, chèvres, porcs, rats, souris. Brutalement introduits dans des communautés dépourvues de moyens de défense, ces intrus deviennent de redoutables prédateurs. Ce sont eux qui ont exterminé la faune mammalienne endémique de Corse. Elton (1958) a souligné la vulnérabilité des populations insulaires à toutes ces formes d'introduction. Depuis 1680, 127 sous-espèces et espèces d'oiseaux se sont éteintes dont 11 sur les continents, 29 sur des grandes îles et 87 sur des petits îles (Thomson 1964).

### THÉORIE DES ÉQUILIBRES DYNAMIQUES : LA FIN D'UN MYTHE ?

Le modèle de MacArthur & Wilson est depuis quelques années fortement battu en brèche et de sérieuses remises en cause portent sur la réalité d'un *équilibre dynamique* entre immigration et extinction, cet équilibre étant considéré comme le mécanisme causal des relations espèces-surfaces et le fondement du renouvellement d'espèces sur les îles (Connor & McCoy 1979, Pielou 1979, Gilbert 1980, Williamson 1981, Abbott 1980, 1981, Simberloff 1980a, 1983). Depuis longtemps, des divergences de vues étaient apparues entre MacArthur & Wilson et Lack à propos des mécanismes de colonisation et de structuration des communautés dans les îles. Lack (1969a, 1976) pensait que les capacités de dispersion de la plupart des animaux sont telles que leurs possibilités d'atteindre les îles ne sauraient être mises en doute. Il a défendu l'idée selon laquelle les richesses insulaires sont déterminées par le nombre et la diversité des biotopes. Il récusait donc l'existence d'un turnover d'espèces dont le moteur serait un équilibre entre extinction et immigration. Le point de vue de Lack sur les performances à la dispersion des espèces est certainement excessif mais l'adéquation du nombre d'espèces à la diversité des biotopes est un argument que MacArthur & Wilson ne récusent pas. En fait, les arguments des uns et des autres sont davantage complémentaires qu'antagonistes mais MacArthur et Lack se sont éteints avant d'avoir eu le temps de confronter leurs idées ; ils seraient probablement tombés d'accord sur l'essentiel.

En revanche, Simberloff, champion de la mise à l'épreuve d'hypothèses nulles, soutient que les constellations d'espèces sur les îles sont des échantillons aléatoires des faunes de la source continentale voisine. Les faunes insulaires se constitueraient par l'effet du hasard des colonisations, mais Simberloff ne dit pas quels mécanismes régulateurs ajustent le nombre d'espèces aux valeurs trouvées empiriquement.

dans les régressions espèces-surfaces. Comme le souligne Roughgarden (1983), en modélisant les peuplements insulaires par rapport aux peuplements continentaux, on présuppose que les processus d'immigration sont les mêmes pour toutes les espèces et que les mécanismes de structuration des communautés sont les mêmes sur les îles et sur les continents. Cette position est biologiquement irréaliste et les faits développés dans les paragraphes précédents la contredisent.

### Le renouvellement d'espèces en milieu insulaire

Ce processus étant la clé de voûte de la théorie, sa démonstration est d'une très grande importance. Un exemple qui fut largement utilisé pour prouver l'existence de ce renouvellement est celui des avifaunes des îles Channel en Californie (Diamond 1969). Un inventaire exhaustif de l'avifaune de cet archipel avait été publié en 1917. Diamond refit cet inventaire en 1968 et constata de très importantes différences de composition de l'avifaune entre les deux séries de listes, bien que le nombre total d'espèces fut resté à peu près le même (tab. V-3). Il en conclut à l'existence d'un renouvellement d'espèces qu'il mesure par la formule :  $T(t) = (I + E)/(S_1 + S_2) t$  où  $I$  et  $E$  sont les nombres minimum d'immigrations et d'extinctions tels qu'ils sont déduits des deux inventaires consécutifs et  $S_1$  et  $S_2$  les nombres d'espèces trouvées lors de ces inventaires séparés par un intervalle de temps  $t$ .

Diamond note aussi que le renouvellement a tendance à être plus important sur les petites îles que sur les grandes et cette constatation a une grande importance comme nous le verrons plus loin. Il conclut qu'entre 20 % et 60 % des espèces de chaque île ont présenté des cas d'immigration ou d'extinction au cours de ces 50 années. Cet exemple fut largement cité comme élément majeur de validation du modèle de MacArthur & Wilson (MacArthur 1972b) mais il fut vigoureusement contesté par Johnson (1972) et Lynch & Johnson (1974) qui affirment que le renouvellement observé n'eut rien à voir avec un processus naturel, mais fut causé par les transformations des biotopes opérées par l'homme. Lack (1976) a examiné les changements de la composition des faunes de la Jamaïque sur 200 ans. Sur cette grande île, dont l'avifaune sédentaire compte 65 espèces, il n'y eut au cours de cette période que deux extinctions et une colonisation, ces deux événements étant d'ailleurs dus à l'homme.

TABLEAU V-3. — *Renouvellement des avifaunes nicheuses des îles Channel (Californie) entre 1917 et 1968 (d'après DIAMOND 1969)*

Île	Superficie (km <sup>2</sup> )	Richesse		Extinctions	Immigrations	Renouvel.
		1917	1968			
Los Coronados	2,6	11	11	4	4	0,36
San Nicholas	57	11	11	6	4	0,50
San Clemente	145	28	24	9	4	0,25
Santa Catalina	194	30	34	6	9	0,24
Santa Barbara	2,6	10	6	7	3	0,62
San Miguel	36	11	15	4	8	0,46
Santa Rosa	218	14	25	1	11	0,32
Santa Cruz	249	36	37	6	6	0,17
Anacapa	2,9	15	14	5	4	0,31

Deux difficultés surgissent pour calculer le renouvellement  $T$ . La première tient à la définition du pas de temps  $t$ . Plus ce pas de temps est long, plus les cas de renouvellement (immigrations et extinctions) sont nombreux et plus les risques de modification anthropique des biotopes sont grands. Mais lorsqu'on calcule le renouvellement sur des intervalles de plusieurs années, le renouvellement calculé est certainement inférieur au renouvellement réel car plusieurs cas d'immigration et d'extinction ont pu intervenir dans cet intervalle, passant ainsi inaperçus. La deuxième difficulté tient au fait que les milieux ont pu changer entre deux inventaires consécutifs, modifiant ainsi les conditions de biotope et par conséquent la composition de la faune, indépendamment du phénomène de renouvellement en tant que processus lié à l'insularité.

Seules des mesures de renouvellement effectuées sur un pas de temps annuel dans des îles dont les biotopes restent intacts sont susceptibles de donner des résultats interprétables. Deux cas de ce genre existent et tous les deux ont été réalisés sur de longues périodes par les gardes de petites îles mises en Réserve au large des côtes de Grande-Bretagne : les îles de Farne qui furent inventoriées tous les ans pendant 26 ans (Diamond & May 1977) et l'île de Skokholm qui le fut également tous les ans pendant 34 ans (Lack 1969b). Dans les deux cas, un renouvellement important (13 % pour Farne et 17 % pour Skokholm) fut observé mais, chose intéressante, il n'affecte que des espèces migratrices ou erratiques qui sont toujours représentées sous de très faibles effectifs : quelques couples tout au plus (tab. V-4). Leur présence sur ces îles tout proches du continent est davantage l'affaire du séjour temporaire et plus ou moins aléatoire d'oiseaux mobiles et vagabonds que l'établissement ou l'extinction de véritables populations au sens démographique et génétique du terme.

TABLEAU V-4. — *Renouvellement annuel des avifaunes sur les îles de Farne (d'après DIAMOND & MAY 1977) et de Skokholm (d'après LACK 1969b).*

	Farne	Skokholm
Nombre total d'espèces ayant niché	: 16	30
Richesse moyenne annuelle	: 5,9	9,9
Espèces ayant présenté un renouvellement	: 12	24
Espèces présentes tous les ans	: 4	6
Taux de renouvellement	: 0,13	0,17
Nombre de couples des espèces s'étant renouvelées	: 0,23	0,30
Nombre de couples des espèces présentes tous les ans	: 14,8	21,3

Ces taux de renouvellement rappellent étonnamment ceux qui furent trouvés dans la forêt de Bialowieza (cf. Chap. IV, § *fréquences élevées d'extinctions-recolonisations*) dont les peuplements se caractérisent par un taux annuel très élevé de renouvellement bien que les biotopes qui furent étudiés soient immergés au cœur de la forêt profonde. Les îles de Farne et de Skokholm, très proches du continent, se comportent vis-à-vis de ces espèces comme les biotopes marginaux d'une entité biogéographique plus vaste dont l'essentiel se situe sur le continent voisin. Les espèces qui participent au renouvellement sur ces îles sont plutôt des individus « égarés » de ces populations régionales que les fondateurs potentiels de populations authentiquement insulaires. En tout cas, aucune de ces espèces n'a réussi à en évincer une autre par compétition. Ces exemples ne sauraient être une preuve d'un équilibre



dynamique entre immigration et extinction car il n'y a aucune indication de relation entre ces événements.

Un autre exemple qui s'est rendu à juste titre célèbre comme exemple de biogéographie expérimentale est celui des expériences de défaunation des communautés d'arthropodes de quatre minuscules îlots de mangrove à Palétuviers situés à des distances variables de la côte de Floride (Wilson & Simberloff 1969, Simberloff & Wilson 1970). Après avoir soigneusement dressé la liste des espèces, ces auteurs les ont exterminées par fumigation puis ils ont observé les processus de recolonisation (fig. V-9). Ils notèrent que 1) la recolonisation est étonnamment rapide : au bout d'un an, tous les îlots sauf le plus éloigné de la côte avaient retrouvé leur richesse d'origine ; 2) le flux d'immigration d'abord très rapide entraîna l'existence temporaire d'un nombre d'espèces supérieur à la richesse initiale, puis ce nombre décroît pour se stabiliser à la richesse d'équilibre caractéristique de chaque îlot. Ce sur-nombre temporaire d'espèces confirme l'existence de processus non interactifs qui caractérisent les premières étapes de la colonisation d'espaces vides lorsque les échelles du temps et de l'espace sont très grandes. Le retour progressif à l'équilibre qui suit cette phase de sureffectifs traduit la mise en place de processus interactifs-associatifs sous l'effet d'interactions interspécifiques qui éliminent certaines espèces par compétition et/ou prédation (cf. Chap. I, & *Les différents types de processus biogéographiques*) ; 3) l'identité taxinomique des espèces qui ont recolonisé les îlots n'est pas toujours la même que celle des peuplements d'origine ; 4) enfin, Heatwole & Levins (1972) ont montré que malgré ces différences de composition des faunes, la structure trophique des communautés reconstituées était identique à celle des communautés initiales.

Cet exemple est certainement le meilleur cas de validation du modèle de MacArthur & Wilson puisque ces faunes d'arthropodes réalisent un équilibre dynamique entre immigrations récurrentes et extinctions locales.

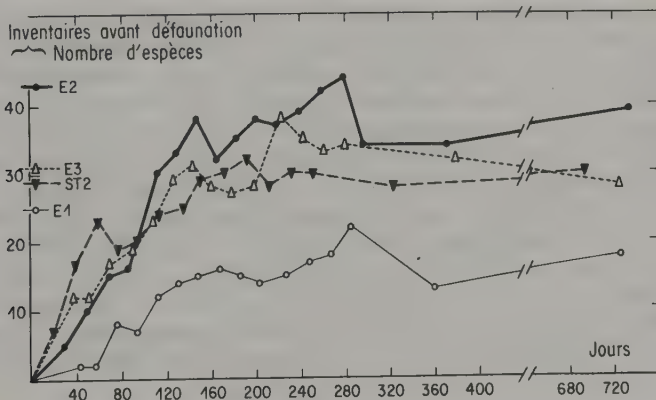


FIG. V-9. — Courbes de recolonisation en Arthropodes de quatre îlots proches des côtes de Floride (Florida Keys) qui avaient au préalable été défaunés par fumigation au méthylbromide. Les richesses d'équilibre relevées avant l'expérience sont indiquées en ordonnée. On constate que c'est sur l'îlot le plus proche du continent (E2) que le taux de recolonisation et le nombre d'espèces recensées à intervalles réguliers sont les plus élevés et sur l'îlot le plus éloigné (E1) qu'ils sont les plus faibles. Les îlots intermédiaires (E3 et ST2) ont retrouvé des richesses intermédiaires, cf. texte (d'après SIMBERLOFF et WILSON 1970).

\*  
\* \*

Que conclure des phénomènes de renouvellement d'espèces sur les îles ? Les exemples précédents prouvent l'existence d'une relative instabilité de la composition taxinomique des faunes, mais cette instabilité qui suggère effectivement l'existence d'un renouvellement, paraît être d'autant plus prononcée que *les îles sont plus petites et plus proches du continent*. Or cette situation rappelle étrangement celle qu'on observe à l'échelle régionale dans les mosaïques continentales. J'ai montré dans le chapitre précédent que dans la grande forêt de Bialowieza, plus de la moitié des espèces ne nichent pas tous les ans dans la même parcelle bien que les conditions de leur existence paraissent réunies. D'où un renouvellement local très élevé dont on trouvera un exemple similaire, très bien documenté par Williamson (1981), à propos de la variabilité de la composition des avifaunes d'un petit bois en Angleterre (Eastern wood). Le renouvellement d'espèces sur les petites îles proches des continents procède probablement du même mécanisme de variabilité des distributions à grande échelle, surtout qu'il touche des espèces mobiles qui s'installent provisoirement sans construire de véritables populations insulaires. Par contre, dans les grandes îles plus lointaines, et *a fortiori* dans les îles océaniques très reculées où la totalité de la faune est endémique, le renouvellement est nul. Ce qu'il importe de noter dans le cas d'îles relativement grandes et proches du continent, c'est l'existence d'immigrations occasionnelles ne donnant pratiquement jamais lieu à des implantations durables. En Corse par exemple, près de vingt espèces ont « essayé » de s'implanter, certaines se reproduisant une année sur deux sous des effectifs de quelques couples, mais aucune n'a jamais réussi à s'implanter durablement. Il est probable que toute population ne pouvant être représentée par plus de quelques dizaines de couples est irrémédiablement vouée à l'extinction. Au plan de la structure et du fonctionnement des communautés insulaires, ces espèces ne représentent pratiquement rien et aucune n'a réussi à supplanter une autre population, provoquant son extinction. Elles ne participent donc pas au processus de renouvellement des faunes tel qu'il est prédit par la théorie des équilibres dynamiques. La seule exception en Corse est celle de la Tourterelle turque *Streptopelia decaocto* mais la colonisation de la Corse par cet oiseau s'inscrit dans un phénomène général d'expansion en Europe et son implantation en Corse n'a provoqué aucune extinction. Le gros de la faune, solidement établi et très souvent endémique (43 % de l'avifaune Corse sont représentés par des formes endémiques), ne participe à aucun processus d'extinction-immigration, sauf cas de modification des biotopes par l'homme. Shenk (1976) cite pour la Sardaigne six extinctions et neuf colonisations entre 1875 et 1975. Mais les transformations des paysages par l'homme sont probablement à l'origine de ces modifications de la composition taxinomique de la faune. Le concept de renouvellement, en tant que pièce maîtresse de la théorie des équilibres dynamiques, est donc équivoque et sujet à caution (Gilbert 1980, Williamson 1981, Simberloff 1983).

### Retour à l'équilibre de faunes sursaturées

Un autre moyen de tester le modèle de MacArthur & Wilson est d'examiner comment réagit la faune à la création subite d'un milieu isolé. La théorie voudrait que cet isolement se traduise par des extinctions d'autant plus nombreuses que l'isolat

est plus exigu et plus isolé, puisque les richesses au moment de la création de l'île sont supérieures aux richesses à l'équilibre. Deux exemples valident l'hypothèse.

Quand on creusa le canal de Panama en 1917, on créa un vaste lac, le lac Gatun, au milieu duquel fut épargnée une région topographiquement plus élevée qui fut érigée en Parc National. C'est la fameuse île de Barro Colorado. Willis (1974) et Willis & Einsenmann (1979) réalisèrent dans les années 1960 une série d'études qui permirent d'évaluer les effets de l'insularisation sur la structure et la composition des peuplements d'oiseaux. Leurs conclusions furent les suivantes : par rapport à la situation qui prévalait avant l'isolement de Barro Colorado et qui existe encore dans les environs, 1) 45 espèces, soit 22 % de l'avifaune, s'étaient éteintes en 1970 sans qu'aucune espèce n'eût colonisé ce site, 2) parmi les espèces éteintes, 17 étaient des oiseaux de la forêt profonde ; Karr (1982) élève ce nombre à 40-50 espèces, 3) les espèces les plus vulnérables sont les grandes espèces forestières du sous-bois. Karr (1982) a analysé soigneusement les causes des extinctions à Barro Colorado. Il arrive à la conclusion que la surface de l'île est trop petite pour que le régime spontané d'hétérogénéité éco-climatique qui caractérise ces milieux puisse se manifester normalement. En d'autres termes, la mosaïque des biotopes est incomplète, privant certaines espèces des conditions de leur existence. Comme les taux de colonisation de l'île sont extrêmement bas en raison de l'incapacité de la plupart des espèces de la forêt tropicale humide à traverser les étendues d'eau, si minimes soient-elles, même les éléments de mosaïque qui seraient favorables certaines années ne sont pas colonisés. Nous retrouvons ici dans cet exemple précis le rôle fondamental du régime de perturbations qui est intimement lié à la surface des milieux à l'échelle régionale (cf. Foster 1980 et Chap. IV). Nous retombons sur ce thème fondamental, largement développé dans le chapitre précédent, de la surface minimale requise pour que la richesse régionale, dont dépend en fin de compte la richesse de chaque biotope élémentaire d'une mosaïque, puisse se maintenir dans le cadre du régime d'hétérogénéité spatio-temporelle.

L'autre exemple du retour à l'équilibre de faunes sursaturées est celui des peuplements de mammifères d'îlots de montagne (Brown 1971). Dix-sept complexes montagneux boisés s'élevant à plus de 3 000 m d'altitude sont répartis dans la région actuellement désertique du Grand Bassin, entre la Sierra Nevada à l'ouest et les Montagnes rocheuses à l'est. Ces complexes aujourd'hui isolés ne faisaient qu'un vaste ensemble lors des périodes froides du Pléistocène et étaient reliés au nord à d'autres ensembles boréaux. Lorsque le climat s'est réchauffé, seuls les biotopes d'altitude sont restés boisés, se transformant en autant d'îles biologiques. Brown a fait l'hypothèse que pendant les périodes froides, le peuplement mammalien était à peu près homogène sur ce vaste ensemble. Lors de l'insularisation d'origine climatique de chaque îlot de montagne, le peuplement de chacun devait être en état de sursaturation. De nombreuses extinctions locales ont dû intervenir pour ramener les richesses locales à leur valeur d'équilibre. Les inventaires réalisés par Brown lui ont effectivement permis de vérifier cette hypothèse et ses conclusions sont les suivantes : 1) aucune des treize espèces de mammifères n'habite l'ensemble des dix-sept îles montagneuses ; 2) ce sont en moyenne les espèces les plus petites qui habitent le plus grand nombre d'îles, 3) les Carnivores sont plus vulnérables à l'extinction que les Rongeurs. C'est ainsi que la Belette à queue courte, seul Mustélidé du peuplement, n'habite que trois îlots.

D'autres bons exemples de retour à l'équilibre de faunes sursaturées ont été



donnés par Diamond (1972) sur 28 îles de Mélanésie dont la surface s'est réduite au cours de l'Holocène du fait de l'élévation du niveau de la mer, et par Terborgh & Faarborgh (1980) à propos des faunes des Caraïbes.

### Une théorie féconde mais dépassée

Les faits d'observation et un examen critique de la littérature montrent que la théorie des équilibres dynamiques, et surtout sa pierre angulaire que constitue le renouvellement d'espèces, n'ont été à ce jour ni complètement validées ni complètement invalidées (Gilbert 1980, Williamson 1981), même chez les oiseaux qui ont constitué le principal modèle d'étude pour éprouver le modèle. On peut relever quatre faiblesses dans le modèle (Williamson 1981).

*La première* tient au fait que la théorie ne prend en considération que le nombre d'espèces présentes mais nullement les densités de chacune. Or l'abondance des populations, plus particulièrement celle d'une propagule immigrante qui est démographiquement très vulnérable, est de la plus haute importance pour sa survie ultérieure. Considérer comme immigrant un petit groupe d'oiseaux erratiques observés de façon passagère en dehors de la période de reproduction n'aurait évidemment pas beaucoup de sens. Quels critères retenir pour considérer qu'une propagule est immigrante ? Le modèle ne le dit pas. L'échec à la colonisation de la Corse par de nombreux oiseaux qui ont essayé, mais sans succès, de s'implanter tient peut-être à ce que la propagule était insuffisante.

*La seconde* faiblesse est que la théorie met toutes les espèces sur un même pied d'égalité dans leurs chances de colonisation, quels que soient leurs attributs d'histoire naturelle, notamment sous l'angle de leur position trophique.

*La troisième* faiblesse est que la théorie ne tient aucun compte des facteurs historiques dont l'importance a été soulignée au chapitre II. Or beaucoup de distributions actuelles ont une composante historique déterminante.

*La quatrième* faiblesse enfin, assez surprenante de la part de biologistes évolutionnistes aussi avertis, est que, dans sa forme originale, le modèle ne tient aucun compte de l'évolution en milieu insulaire. Or cette évolution est active, rapide et directionnelle comme on l'a vu dans les paragraphes précédents. Elle débouche sur ce *syndrome d'insularité* qui, tant à l'échelle des populations qu'à celle des communautés, est incompatible avec le fondement même de la théorie qui s'appuie sur l'idée que les biotas insulaires sont en permanence branchés sur les biotas continentaux par le biais d'immigration de propagules qui remplacent d'autres populations qui s'éteignent.

Cela dit, quelles que soient les critiques qu'on puisse faire à un modèle qui est aujourd'hui largement dépassé parce que trop simpliste et trop général pour être vraiment mis à l'épreuve, il ne faut pas lui dénier une grande valeur heuristique dont la démonstration fut faite à maintes reprises quand ce ne serait que par le fantastique élan de recherche qu'il a suscité. Il fut et est encore extrêmement utile pour construire de fécondes hypothèses de recherche. MacArthur & Wilson étaient d'ailleurs parfaitement conscients des limites de leur modèle : « We do not seriously believe that the particular formulation advanced in the chapters to follow will fit for very long the exacting results of future empirical investigations ». Ce sont par-

fois leurs disciples les plus enthousiastes qui furent par la suite leurs détracteurs les plus acharnés. Deux ans avant qu'il ne la pourfende, Simberloff (1974 : 163) écrivait que la théorie de biogéographie insulaire « has revolutionized biogeography... has been experimentally confirmed for oceanic islands (and) proved useful in interpreting many other insular situations, and spawned a mass of research which has given biogeography general laws of both didactic and predictive power ».

En réalité, le fond du problème, c'est que le modèle de biogéographie insulaire n'est pas généralisable, ce qui est le propre de tout modèle puisqu'on n'attend pas de lui qu'il soit vrai ou faux mais qu'il soit capable de générer des hypothèses. Trop de chercheurs ont tiré trop de conclusions des seules listes d'espèces recensées sur les îles. Au-delà de ces seules listes, le problème fondamental est celui des *processus* qui déterminent ces listes (Connor & MacCoy 1979, Abbott 1983). Les îles et leurs communautés ne sont pas des pièces interchangeables. Elles diffèrent les unes des autres par leurs caractères topographiques, la diversité de leurs biotopes, l'identité des colonisateurs potentiels, leurs ressources, la quantité de prédateurs, leur histoire, etc. Chaque ensemble de paramètres est unique et singulier à chaque île. Il ne fonctionne pas de la même façon en Amérique du Nord, en Amérique centrale dans le Pacifique, sur les archipels finlandais ou dans les îles méditerranéennes.

## CHAPITRE VI

### LES STRATÉGIES ADAPTATIVES

Ce dernier chapitre sera consacré à l'examen des processus biogéographiques envisagés à l'échelle de la réponse des populations à la variabilité spatio-temporelle de l'environnement. Il sera donc question de la diversité du vivant, non plus à l'échelle des nombres d'espèces par unité d'espace, ou des relations entre la structure des biotopes et la survie des espèces ou bien encore des processus locaux d'extinction-recolonisation ; il sera question de la réponse adaptative des populations à différents types d'environnements que l'espèce peut habiter sur son aire de distribution. Le diagnostic des structures se fera non plus à l'échelle des espèces mais à celle des différents traits d'histoire naturelle des populations et cela, dans une perspective évolutive. Il s'agit donc de l'échelle de résolution la plus grande qui soit des phénomènes biogéographiques tels qu'ils peuvent être appréhendés sur le terrain. Le propos est donc bien géographique mais il se situe ici au niveau du tandem indissociable qu'est la population *et* le milieu avec lequel elle interagit. Une telle étude des *systèmes populations-environnements* suppose la connaissance approfondie de l'environnement, de ses caractères, de ses ressources et de ses contraintes dans le but d'interpréter comment les traits d'histoire naturelle des populations sont adaptés à cet environnement. De telles études ne peuvent s'appliquer qu'à des petits territoires et leurs résultats ne sauraient en aucun cas être extrapolés à l'échelle de l'espèce puisque leur objectif est précisément de rechercher la variation des populations et de leur fonctionnement en rapport avec la variation de l'environnement. C'est pourquoi les travaux les plus intéressants en ce domaine sont ceux qui *compa-*rent plusieurs populations conspécifiques soumises à des conditions différentes d'environnement. Soient différentes populations de souris, de lézards ou de passereaux confrontées à des milieux qui diffèrent par leur superficie, leur microhétérogénéité spatiale, la saisonnalité et la rigueur du climat, la quantité des ressources et les modalités de leur distribution, le nombre et l'activité des prédateurs, des compétiteurs et des parasites. Il y a fort à parier que le fonctionnement de ces popula-



tions ne sera pas le même d'un milieu à l'autre et que ces différences de fonctionnement seront corrélées d'une façon ou d'une autre avec les différences d'environnement. Si tel est bien le cas, on sera en droit de supposer qu'il y a des relations de cause à effet entre caractères de l'environnement et traits d'histoire naturelle de la population mais il conviendra de les démontrer car corrélation ne signifie pas causalité. Bref on pourra faire l'hypothèse que les différences constatées entre populations sont adaptatives, c'est-à-dire qu'elles sont les réponses des populations à des pressions de sélection qui, dans chaque situation particulière d'environnement, maintiennent ou améliorent leurs chances de survie.

Avant d'entrer plus avant dans le vif du sujet, il est nécessaire de préciser ce qu'est la niche écologique, concept clé des processus d'adaptation.

## LA NICHE ÉCOLOGIQUE

### La théorie de la niche

Difficile à cerner mais possédant une grande valeur heuristique, le concept de niche a une longue histoire dont l'ouvrage de Whittaker & Levin (1975) retrace, au moyen d'une sélection de « morceaux choisis », quelques-uns des principaux jalons.

Grinnell (1917, 1924) fut le premier à avoir donné une définition précise de la niche. Pour lui, la niche est la totalité des sites qui, à l'intérieur de l'aire de distribution d'une espèce, présentent les conditions d'environnement nécessaires à sa survie. La niche de Grinnell est donc *géographique* et *suprapopulationnelle*. Elle s'applique à petite échelle et met l'accent sur la nature des ressources qui déterminent la distribution et l'abondance de chaque espèce sans se préoccuper des moyens que cette dernière met en œuvre pour se les approprier. Elle accorde un rôle secondaire à la compétition et cherche à définir la combinaison des ressources associée à une configuration donnée du biotope. C'est la « *niche gestalt* » (James 1971).

Elton (1927) a sensiblement modifié le sens originel de la niche en lui assignant une notion de fonction : « a niche of an animal means its place in the biotic environment, its relations to food and enemies ». En mettant l'accent sur les rapports que l'organisme entretient avec sa nourriture et ses ennemis (compétiteurs, prédateurs, parasites), Elton attribue à la niche un sens *fonctionnel* et *populationnel*. Cette acception du terme a été reprise, développée et popularisée par Gause (1934) puis par Odum (1971). C'est elle qui est la plus couramment reconnue aujourd'hui. La niche peut alors être définie comme *l'ensemble des besoins requis par un organisme pour survivre dans son biotope et des actions réalisées pour les satisfaire*. Cette définition est très voisine de celle de Colinvax (1982) : « a niche is a specific set of capabilities for extracting resources, for surviving hazard and for competing, coupled with a corresponding set of needs ». Les mots « besoins » et « actions » résument la notion de fonction que l'organisme exerce dans son biotope.

Plus récemment, Hutchinson (1957, 1958, 1968) s'est rendu célèbre en proposant une modélisation du concept : la niche d'une espèce est sa probabilité de survie à l'intérieur d'un hyperespace à  $n$  dimensions qui rassemble la totalité des relations

qu'une espèce entretient avec son habitat et les autres espèces de la communauté. La niche d'Hutchinson a été à l'origine d'un fantastique élan de recherche principalement lancé par son élève MacArthur et ses disciples. L'objectif fut de construire à partir du modèle d'Hutchinson une théorie de la niche qui soit opérationnelle, c'est-à-dire qui fournisse un outil de mesure de la place occupée par une espèce dans l'espace écologique (cf. Levins 1968, Colwell 1969, Roughgarden 1972, 1974, Vandermeer 1972, Whittaker & Levin 1975, Blondel & Bourlière 1979, Vuilleumier 1979, MacArthur 1968, etc.). L'innovation d'Hutchinson porte sur deux notions capitales (fig. VI-1) :

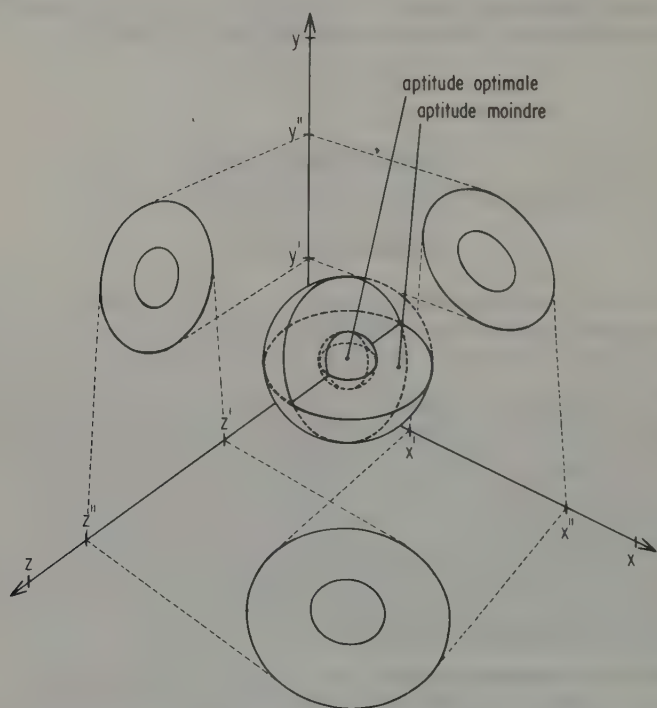


FIG. VI-1. — Modèle illustrant la position d'un hypervolume-niche hypothétique dans un espace à trois dimensions et projection de la sphère sur les plans définis par ces dimensions, cf. texte (BLONDEL 1979).

— celle de multidimensionnalité qui permet de définir des axes supposés indépendants que l'on peut dissocier pour les besoins de l'analyse. Chaque axe représente une dimension de la niche et l'organisme est situé dans cet espace par un système de coordonnées multiples qui définissent pour chacun sa valeur adaptative.

— la distinction entre *niche fondamentale* et *niche réalisée*. La première est celle qui se révélerait si toutes les potentialités de l'espèce s'exprimaient librement en l'absence de toute contrainte. Elle n'est évidemment qu'une abstraction car de multiples facteurs d'ordre physique et biotique (prédation, compétition) cantonnent chaque population locale dans une partie seulement de l'espace écologique qu'elle pourrait théoriquement exploiter.

Remarquons que la niche de Grinnell qui cherche à définir toutes les conditions d'habitat de l'espèce à l'échelle de la totalité de son aire de distribution est la meilleure approche de la niche fondamentale (James *et al.* 1984). Quant à la niche réalisée, c'est celle qui s'exprime dans chaque situation locale du tandem population-environnement. Elle est donc un attribut fonctionnel de la population et c'est à ce niveau d'intégration qu'il faut la considérer quand on étudie les stratégies adaptatives. Parce que la niche est une fonction et non pas simplement une place dans la communauté, une population n'occupe pas une niche dans la communauté mais la réalise.

Les objectifs de la théorie moderne de la niche, tels qu'ils furent poursuivis au cours des vingt dernières années, étaient essentiellement d'expliquer les mécanismes de coexistence des espèces et de structuration des peuplements. On cherchait à répondre à des questions telles que celles-ci :

- comment des espèces affines réalisant des niches voisines se partagent-elles une ressource du milieu ?

- qu'est-ce qui détermine le niveau de spécialisation des espèces ?

- quelles sont les limites à la ressemblance que peuvent présenter plusieurs espèces habitant le même biotope ?

- quels sont les facteurs qui déterminent la diversité des niches dans les peuplements ?

Le modèle de la figure VI-2 où sont représentées les largeurs de niche de cinq espèces hypothétiques pour deux dimensions de cette dernière permet de faire quelques prédictions :

- plus les niches sont étroites, plus elles pourront être nombreuses sur une même dimension qui pourra accueillir davantage de spécialistes (n° 3 sur la fig. VI-2) que de généralistes (n° 4).

- les possibilités de coexistence augmentent quand le nombre de dimensions-niche augmente. On voit sur cette figure que les possibilités de coexistence sont d'autant plus élevées que les niches en présence comprennent davantage de dimensions, ce qui augmente les chances que l'une d'elles isole l'ensemble des autres. C'est ainsi que les espèces 1 et 2, largement chevauchantes sur la dimension I sont isolées par la dimension II. Quant à l'espèce 3, qui est une spécialiste à niche étroite, sa niche est entièrement incluse dans celle de l'espèce 4 sur la dimension I et chevauche celle des espèces 1 et 2 sur la dimension II. Il n'empêche que dans l'espace créé par ces deux dimensions, elle est totalement isolée des trois autres espèces.

La problématique de la niche d'Hutchinson est implicitement associée à l'idée que les peuplements sont des assemblages d'espèces clos et saturés tels que les niches sont ajustées les unes aux autres et que la compétition est le principal ciment de cet ajustement. Certains parlent même de coévolution des niches, ce qui est à l'évidence un abus de langage dès lors que des pressions réciproques de sélection entre les espèces en présence ne sont pas démontrées. Dans cette perspective et conformément au principe d'exclusion par compétition, les niches se situent les unes par rapport aux autres en fonction de coefficients de compétition dérivés des équations de



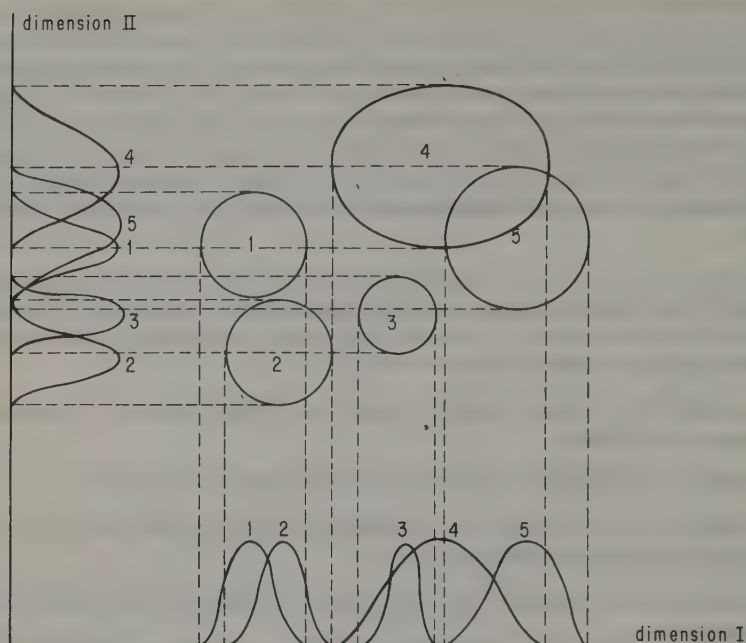


FIG. VI-2. — Représentation des niches de cinq espèces hypothétiques et de leur degré de chevauchement pour deux dimensions supposées indépendantes de la niche. On remarque que des espèces dont le degré de chevauchement est élevé sur une dimension peuvent être totalement isolées par une deuxième (d'après PIANKA 1974 in BLONDEL 1979).

Lotka-Volterra et la distance entre niche fondamentale et niche réalisée est considérée par certains théoriciens comme une mesure de la compétition interspécifique.

De multiples moyens mathématiques plus ou moins sophistiqués ont été mis au point pour exprimer sous forme d'indices certains caractères remarquables des dimensions de la niche, en particulier leur largeur et les chevauchements interspécifiques de niche (cf. par exemple Blondel 1979, Vuilleumier 1979, Barbault 1981 et la plupart des manuels récents d'écologie). Il est d'ailleurs frappant que les théoriciens de la niche aient utilisé des indices de chevauchement d'espèces le long de gradients de ressource par une démarche très proche des analyses multivariées telles qu'on les applique à des relevés d'espèces sur des gradients (cf. Chap. III, *Distributions des espèces et des peuplements à l'échelle du secteur*). On peut en effet réaliser des positionnements multidimensionnels d'objets connus à partir d'indices de similarité et l'on pourrait très bien obtenir des ordinations d'espèces le long de dimensions-niche à partir d'indices de chevauchement. Réciproquement, les analyses multivariées classiques (Analyse Factorielle des Correspondances) pourraient fournir des indices de chevauchement efficaces. Le plus curieux reste que les théoriciens de la niche aient rejeté les approches empiriques de la niche par une modélisation compliquée pour y revenir ensuite par une voie détournée (J.-D. Lebreton *in litt.*).

Les travaux de MacArthur & Levins (1967), Cody (1974), Diamond (1975b) sont de bonnes illustrations, parmi des centaines d'autres, de cette application du concept de niche.

### Limites et faiblesses de la théorie de la niche

Dans sa formulation moderne, le concept de niche constitue un beau cadre théorique mais qu'en est-il de son utilité pratique ? On peut y déceler trois défauts majeurs. Le premier, c'est que l'édifice géométrique de l'hyperespace d'Hutchinson est une belle construction intellectuelle mais, pour des raisons théoriques et surtout pratiques d'échantillonnage, l'aspect multidimensionnel de la niche est à peu près impossible à explorer. L'argument généralement utilisé pour situer les niches les unes par rapport aux autres est celui des limites à la ressemblance des espèces. Mais ces limites ne sont habituellement établies qu'à partir d'une seule dimension inférée de mesures morphologiques telles que la largeur des mandibules, la longueur du bec ou des mâchoires. On en déduit des chevauchements de niche calculés par la valeur des coefficients de compétition  $\alpha_{12}$  et  $\alpha_{21}$  puis on construit à partir de ces valeurs des matrices de communauté qui ne sont en fait que des abstractions. La procédure ignore donc le fait que les multiples dimensions de la niche ne sont pas indépendantes. Or le nombre et le degré de dépendance des dimensions sont inconnus, ce qui fait dire à Simberloff (1982) que la notion de limites à la ressemblance est impossible à vérifier. Le modèle de la figure VI-2 permet de saisir la difficulté opérationnelle de la notion de niche. Pour préciser la position d'une niche par rapport à celle des autres, il faudrait connaître la position de toutes les niches en présence sur l'ensemble des gradients de ressources, ce qui est irréaliste. De ce fait, la mise à l'épreuve de l'hypothèse de compétition entre espèces voisines est presque impossible par cette approche (Pielou 1977, James *et al.* 1984).

Le deuxième inconvénient majeur, c'est que la niche d'Hutchinson est conçue comme un attribut fixe de populations toujours soumises au même environnement, au mêmes contraintes et aux mêmes compétiteurs comme si le peuplement était une sorte de superorganisme coadapté. Elle ignore donc la variabilité spatio-temporelle des milieux et celle de la composition des peuplements qui les habitent. Or cette variabilité joue un rôle décisif dans le façonnement des stratégies adaptatives.

Le troisième inconvénient de la théorie de la niche, c'est qu'elle envisage la compétition comme le principal moteur de l'agencement des peuplements. Or il s'agit d'un présupposé largement exagéré comme on l'a vu au Chapitre III.

Pour toutes ces raisons, l'utilisation du modèle d'Hutchinson dans les études de communauté est de plus en plus controversé (Simberloff 1980a, Wiens 1983).

### La niche de Grinnell et les stratégies adaptatives

Cela dit, le concept de niche garde son utilité à condition de le restreindre à des fins plus modestes, en particulier pour comparer certaines dimensions des niches réalisées par différentes populations conspécifiques soumises à des conditions différentes d'environnement. On en revient alors à la niche de Grinnell puisqu'en l'appliquant sur la totalité de l'aire géographique de l'espèce, Grinnell invoque le rôle local de la sélection naturelle qui adapte les populations aux conditions locales de l'environnement. L'approche de Grinnell est à la fois biogéographique et adaptative car elle associe les variations spatiales de l'environnement aux variations de morphologie, de démographie, de physiologie et d'histoire naturelle de chaque

population. C'est donc bien une étude comparée des tandems *populations-environnements* qui constitue l'essence même des recherches sur les stratégies adaptatives.

## LES STRATÉGIES DÉMOGRAPHIQUES

### Cadre conceptuel et définitions

La notion de stratégie démographique connaît depuis une quinzaine d'années un succès considérable et justifié. Elle contribua en particulier à débloquer le débat parfois houleux qui opposa pendant longtemps les partisans d'une régulation densité-indépendante des populations (Andrewartha & Birch 1954) à ceux qui soutenaient que leur régulation est fondamentalement densité-dépendante (Solomon 1949, Lack 1954, 1966). Pendant très longtemps, on avait posé comme postulat que la valeur sélective des génotypes se mesure à leur seule aptitude à promouvoir le paramètre malthusien  $r$ . Un tel présupposé qui est à la base des modèles de Cole (1954) conduit nécessairement à une régulation de type densité-indépendant. De plus, la maximisation de  $r$ , qui est obtenue par une fécondité maximale et un âge à la reproduction aussi précoce que possible, conduit nécessairement à la concentration de l'effort de reproduction sur une période aussi brève que possible, voire une seule reproduction (semelparité). Une telle position est en contradiction avec trois réalités démographiques : 1) la fécondité réalisée est souvent beaucoup plus faible que la fécondité potentielle physiologique, 2) la fécondité est souvent modulée par des facteurs du milieu, en particulier la densité de la population, 3) beaucoup d'organismes diffèrent dans le temps leur première reproduction. On sait par exemple que chez de nombreux Vertébrés supérieurs, la « maturité sociale » est bien plus tardive que la « maturité physiologique ».

L'innovation des stratégies démographiques est d'interpréter les caractères démographiques (fécondité, âge à la première reproduction, survie) en recherchant la valeur adaptative de chacun d'eux *par rapport* à l'environnement et non plus simplement dans la seule perspective d'une cinétique démographique. En considérant le profil démographique d'une population comme un ensemble de caractères interdépendants soumis à sélection au même titre que d'autres caractères morphologiques ou physiologiques, la théorie des stratégies adaptatives ouvre la voie à la recherche des mécanismes qui façonnent le jeu des multiples possibles entre fécondité, âge à la première reproduction, survie individuelle, en relation avec les autres traits d'histoire naturelle des populations (leur niche).

Un point fondamental de la théorie est le principe d'allocation d'énergie : sachant que tout organisme dispose d'un temps et d'une quantité d'énergie limités pour vivre et se reproduire, bref pour réaliser sa niche, tout le problème est de savoir quel est le partage optimal de ce temps et de cette énergie entre les besoins de croissance, de maintenance et de reproduction. Cette idée de partage des ressources en « budgets » plus ou moins concurrentiels était déjà implicite dans la théorie générale de la sélection naturelle de Fischer (1930) mais elle fut développée par Williams (1966), Cody (1966, 1971), Levins (1968) et Gadgil & Bossert (1970) entre autres. Elle débouche en particulier sur le concept capital d'effort de reproduction (Wil-



liams 1966), lequel est fonction de l'espérance de reproduction future de l'organisme, donc de sa survie individuelle. Williams propose trois postulats :

1) pour une même quantité limitée de ressources, une augmentation de l'effort de reproduction se traduit par une augmentation de la production en jeunes mais une diminution dans l'investissement somatique (croissance et maintenance),

2) quand la reproduction se fait au détriment de l'investissement somatique, ce coût réduit la probabilité de survie à la saison de reproduction suivante et/ou réduit l'espérance de reproduction future,

3) quand la reproduction se traduit par un coût de survie et un coût de reproduction future élevés, il y a équilibre concurrentiel entre production en jeunes et valeur reproductive résiduelle.

La probabilité de survie et de reproduction future est donc un paramètre important à prendre en considération. Une faible espérance de survie conduit à privilégier un effort de reproduction maximal concentré sur une période aussi brève que possible et à un âge précoce (réduction de la période d'immaturité) tandis qu'une grande espérance de survie autorise l'étalement de l'effort de reproduction sur plusieurs années (itérarité). Au bout du compte, un animal longévif qui distribue son effort de reproduction sur plusieurs années produira plus de jeunes qu'un animal annuel qui ne se reproduit qu'une fois. Gadgil & Bossert (1970) font en effet remarquer que le gain de fécondité obtenu par une espèce qui d'annuelle deviendrait pérenne équivaldrait approximativement au doublement de ses portées.

Or dans l'optique d'une régulation démographique densité-dépendante, le problème de la survie individuelle est directement lié à celui de la densité. Dès 1958 MacArthur présenta les ingrédients de base de ce qui fut la théorie des stratégies démographiques. Il écrivait (MacArthur 1958, p. 610) que « in a population which has reached an equilibrium size, abundance is independent of birth and death rates. For species in equilibrium, then, a study of birth and death rates is not necessary to understand the control of the equilibrium abundance ». Un peu plus tard, dans un article considéré comme l'un des premiers essais d'intégration de la génétique des populations à l'écologie, MacArthur (1962) proposa un modèle expliquant comment la sélection naturelle peut maximiser  $K$  c'est-à-dire la densité maximale d'organismes que le milieu est en mesure d'entretenir. En introduisant ce paramètre de densité, MacArthur reconnaît explicitement que la densité peut constituer en elle-même une pression de sélection associée à l'effort de reproduction. Le modèle des sélections  $r$  et  $K$  est donc bien un modèle de sélection naturelle densité-dépendante (Boyce 1984).

La première référence aux sélections  $r$  et  $K$  a été faite par Cody (1966), élève de MacArthur, dans sa tentative d'expliquer la variation géographique de la grandeur de ponte chez les oiseaux. L'alternative  $r - K$  est la suivante : dans les milieux saisonniers caractérisés par une saison écologiquement défavorable, une forte mortalité densité-indépendante déprime l'abondance des populations, ce qui réduit la compétition entre survivants et leur laisse davantage d'énergie à consacrer à la reproduction, d'où une forte fécondité. A l'inverse, dans les milieux plus stables, les populations sont proches de la capacité biologique des milieux et davantage de ressources sont dévolues à des activités de compétition, d'où une sélection en faveur de l'aptitude compétitive au détriment de la fécondité.

L'importance de la survie individuelle en dynamique des populations a récemment été soulignée par Lebreton (1981). L'application de modèles matriciels aux populations d'oiseaux longévifs comme les Cigognes ou les Mouettes conduit cet auteur à attribuer aux variations de mortalité plutôt qu'à celles de la fécondité les tendances démographiques de ces populations. La sensibilité des espèces à la survie explique qu'une modification même modérée, en moins ou en plus, de ce paramètre entraîne soit le déclin des populations ; c'est le cas du Condor de Californie *Gymnogyps californianus* (Mertz 1971) ou de la Cigogne blanche *Ciconia ciconia* en Alsace (Lebreton 1981), soit leur emballement démographique ; c'est le cas bien connu de certains Laridés comme la Mouette rieuse *Larus ridibundus* (cf. par exemple Isenmann 1976-1977). Lebreton (1981) insiste sur l'importance de la durée de génération  $T$  qui est la distribution des probabilités de l'âge des adultes lors des naissances dans la population. Ce paramètre joue un rôle clé en démographie parce qu'il est un attribut qui varie peu avec le régime de croissance de la population. Cette durée de génération qui est une mesure du « degré d'itéroparité » permet de classer les espèces des moins longévives aux plus longévives, par exemple 1,14 pour la Mésange charbonnière, 5,98 pour la Cigogne blanche et 9,65 pour le Goéland argenté.

La dichotomie  $r - K$  oppose donc les populations en expansion dont la valeur sélective se mesure par  $r$  aux populations densitairement stables dont la valeur sélective se mesure par leur aptitude à la compétition dans des milieux saturés. Les unes sont productives mais gaspilleuses de propagules tandis que les secondes sont efficaces dans l'utilisation de l'énergie. Ces deux termes,  $r$  et  $K$ , de l'alternative d'optimisation des structures démographiques sont illustrés par le modèle de Pianka (1972, fig. VI-3) : chaque espèce se situe quelque part entre les extrêmes  $r_a = r_{max}$  et  $r_a = 0$ . A l'extrémité  $r_a = r_{max}$  on a un milieu théorique illimité dans lequel aucun frein ne s'oppose à la croissance de la population et à l'extrémité  $K$  où  $r_a = 0$ , le milieu est saturé en permanence. Ces deux extrémités sont biologiquement irréalistes et les espèces se situent quelque part le long du gradient  $r - K$  en fonction de la valeur de  $r_m$  prise comme indice (Lebreton 1981). Des tableaux énumérant certains caractères majeurs des diptyques espèces-environnements qui conduisent à des pressions de sélection  $r$  et  $K$  ont été publiés par Pianka (1970), Blondel (1979) et Barbault (1981) entre autres. Résumons-les brièvement :

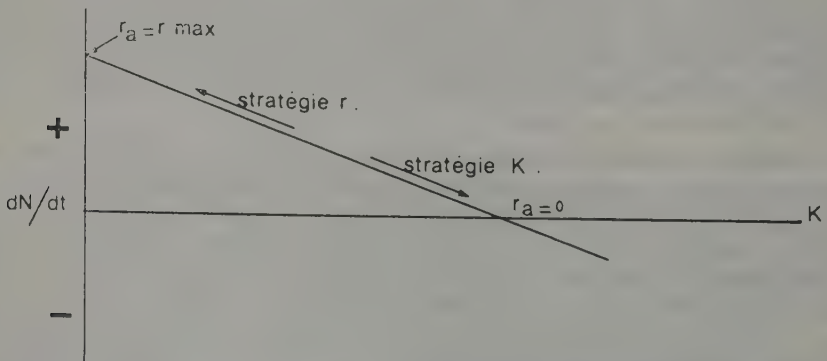


FIG. VI-3. — Le gradient démographique  $r - K$ , cf. texte (d'après PIANKA 1972 In BLONDEL 1979).

— la sélection  $r$  se manifeste plutôt dans les milieux imprévisibles, contrastés et contraignants (prédation, cf. *infra* à propos des lézards). Les attributs biologiques des espèces «  $r$  » sont : petite taille, fécondité élevée, brève période d'immaturité, mortalité sévère à tous les âges de type catastrophique et densité-indépendante, densité variable, compétition habituellement faible, bonne aptitude à la dispersion (espèces vagabondes).

— la sélection  $K$  se manifeste plutôt dans les milieux prévisibles et stables (grande forêt, grottes, milieu océanique). Les principaux attributs biologiques des espèces «  $K$  » sont : taille habituellement grande, fécondité faible et souvent différée dans le temps, longue période d'immaturité, mortalité faible et densité-dépendante, densité stable et élevée, compétition forte, bonne aptitude à la stabilité dans l'espace (espèces sédentaires).

### Limites de la théorie des stratégies démographiques

Pour féconde qu'elle soit quand ce ne serait que par la multitude des recherches qu'elle a suscitées, la théorie des stratégies démographiques présente plusieurs limites et insuffisances. La position d'une espèce sur le gradient  $r - K$  ne fait souvent que refléter une composante allométrique sans rapport évident avec la structure de l'environnement. Lebreton (1981) a rappelé qu'à l'intérieur d'un groupe donné, les variations de  $r_m$  et par conséquent celles de la position de l'espèce sur le gradient  $r - K$  sont liées aux variations de masse corporelle et à d'autres attributs qui lui sont associés comme le métabolisme, la vitesse de déplacement ou la vulnérabilité aux prédateurs. Envisagées à l'échelle de vastes comparaisons interspécifiques comme on l'a souvent fait, les stratégies démographiques ne sont alors rien d'autre que les « stratégies bionomiques » de Southwood (1976). MacArthur & Wilson (1967) et Pianka (1970) avaient déjà souligné l'existence, chez de nombreux organismes, d'une covariation entre leur profil démographique et leur taille. Stearns (1984) vient d'en apporter une démonstration par l'analyse des corrélations entre cinq traits d'histoire naturelle chez 61 espèces de lézards appartenant à six familles et dix espèces de serpents (trois familles). Ces traits sont la longueur moyenne des femelles adultes, la grandeur de la ponte, l'âge à la maturité, le mode de reproduction (ovipare ou vivipare) et le nombre annuel de reproductions. Il a montré par des analyses statistiques uni- et multivariées que les corrélations entre caractères démographiques et taille de l'organisme expliquent environ la moitié de la variation observée dans les profils démographiques. La covariation qui explique la plus grande part de la variabilité repose sur un axe qui aligne les organismes des petites espèces ovipares à maturité précoce et reproductions répétées aux grandes espèces vivipares à maturité tardive et peu de reproduction par an. D'un point de vue adaptatif, la question véritablement importante devient alors celle-ci : quel est l'impact des facteurs phylogénétiques et allométriques dans le façonnement des stratégies démographiques ? Autrement dit, que reste-t-il de la variation des traits d'histoire naturelle en relation avec celle de l'environnement une fois que les effets d'ordre taxinomique et les effets de taille ont été supprimés ? De simples corrélations entre caractères morphologiques ou phylétiques et traits démographiques ne renseignent en rien sur les mécanismes adaptatifs par lesquels l'effort de reproduction est adapté aux conditions du milieu dans l'optique d'un équilibre concurrentiel entre budgets d'énergie. Dire qu'un Éléphant est plus «  $K$  » qu'une Souris n'avance à rien.



Une autre limite importante du concept  $r - K$  est qu'il considère les espèces en fonction de leur position le long d'un continuum à une seule dimension. Comme cette bipolarité ne concerne en fait que des paramètres ou des combinaisons de paramètres démographiques, le concept subordonne les autres traits d'histoire naturelle à l'aspect strictement démographique du problème. Ces autres traits sont donc considérés comme secondaires. Cet inconvénient peut conduire à des prédictions que contredisent les faits d'observation.

McLeod *et al.* (1981) ont étudié deux populations du Mollusque *Musculinum par-tumerium*, l'une dans un étang temporaire et l'autre dans un étang permanent. Appliquée au pied de la lettre, la théorie prévoit un modèle démographique de type  $r$  dans l'étang temporaire et de type  $K$  dans l'étang permanent. Or l'effort de reproduction exprimé par le nombre de jeunes produits par femelle adulte est plus faible dans le premier que dans le second. Pour expliquer ce phénomène, les auteurs ont substitué au modèle déterministe  $r - K$  un modèle stochastique qui convient mieux aux situations où la mortalité juvénile varie davantage que la mortalité adulte. Dans ce cas, la combinaison des caractères démographiques prédite par le modèle  $r - K$  est inversée. Dans l'étang temporaire, la mortalité adulte est moins variable que la mortalité juvénile parce qu'elle est totale quand l'étang s'assèche. Les populations de l'étang temporaire sont génétiquement adaptées aux fluctuations des niveaux d'eau grâce à une grande variabilité qui permet d'étroites spécialisations : l'analyse de cinq systèmes enzymatiques a en effet montré que tous sont polymorphes dans l'étang temporaire alors qu'ils sont monomorphes dans l'étang permanent. Ces spécialisations se traduisent sur le plan démographique par une stratégie de survie qui permet aux jeunes de supporter l'hiver dans l'étang asséché.

Un autre exemple illustrant comment certains présupposés peuvent conduire à des prédictions erronées est fourni par les lézards. L'analyse comparée des profils démographiques de 44 espèces a permis à Barbault (1976) de les situer de façon satisfaisante le long du gradient  $r - K$ . D'un point de vue strictement démographique, les espèces plutôt «  $r$  » ont une maturité précoce (4 à 9 mois), une faible espérance de vie et se reproduisent plusieurs fois au cours d'une même et souvent seule saison de reproduction. Les espèces plutôt «  $K$  » en revanche ont une maturité plus tardive (2 à 3 ans), une faible fécondité mais une bonne espérance de vie. Examinées en termes de cinétique démographique, les relations entre paramètres sont conformes à la théorie : on trouve habituellement une relation négative entre effort de reproduction et survie annuelle et une relation positive entre le nombre d'œufs pondus et la taille et l'âge de la femelle. Si l'on relie maintenant ces caractères démographiques à la structure de l'environnement, on devrait s'attendre à ce que les espèces  $r$  se rencontrent plutôt dans les milieux imprévisibles, contrastés ou caractérisés par une distribution aléatoire des ressources, et les espèces  $K$  dans les milieux stables et prévisibles. Or on constate l'inverse. Les populations  $r$  se rencontrent surtout dans les milieux climatiquement cléments et prévisibles alors que les stratégies  $K$  habitent toutes sortes de milieux, qu'ils soient insulaires et prévisibles (Iguanes des Galapagos), ou qu'il s'agisse de déserts froids ou chauds. Dans ce cas précis des lézards, le caractère de l'environnement qui paraît avoir joué un rôle décisif dans le façonnement des stratégies démographiques est la pression de prédation (Barbault 1981). Celle-ci est forte dans les milieux climatiquement stables et d'autant plus sévère que les espèces proies sont plus petites. Par contre, les stratégies  $K$  sont soumis à une

faible prédation, quels que soient les milieux, soit que les prédateurs sont peu nombreux (îles), soit que leur grande taille les rende peu vulnérables, soit enfin que leur mode de vie les protège (vie endogée, techniques efficaces d'évitement des prédateurs). Des milieux bioclimatiquement stables et prévisibles peuvent donc très bien être *contraignants* et générateurs de pressions de sélection  $r$  quand la prédation est élevée. C'est le cas dans beaucoup de milieux tropicaux. Tinkle (1972) donne d'ailleurs l'exemple d'une Iguanidé américain, *Sceloporus undulatus* dont le profil démographique est davantage  $r$  au Texas où la pression de prédation est forte que dans l'Ohio où elle est plus faible.

Ces exemples parmi bien d'autres illustrent le fait que les stratégies démographiques sont façonnées par des pressions de sélection multiples et qu'il n'y a aucune raison *a priori* de privilégier certains traits d'histoire naturelle ou caractères des milieux plutôt que d'autres. Les grands types de stratégies démographiques, stratégies  $r$  et  $K$ , stratégies de Grime (1977, 1979), stratégies  $b$  et  $d$  de Pianka (1972) ont surtout été étayées par des comparaisons interspécifiques couvrant un large éventail taxinomique. Stearns (1980) justifie cette démarche en reconnaissant que les contraintes allométriques à l'intérieur des lignées sont souvent trop fortes pour qu'il soit possible d'y distinguer différents plans adaptatifs. Mais une telle position, sur laquelle Stearns (1983a) lui-même est revenu, reviendrait à nier l'existence d'une variation adaptative de type microévolutif. Si elle n'est pas dépourvue d'intérêt, cette approche ne permet d'intégrer la dimension évolutive des stratégies qu'à l'échelle phylogénétique mais elle ne donne pas accès à l'explication des mécanismes interactifs entre populations et environnements. Pour ces raisons, la meilleure application du concept de stratégie démographique, qui permet de passer d'un stade descriptif à une approche explicative, est de rechercher, à l'échelle intra-et interpopulationnelle, donc au sein d'une même espèce, la variation des traits d'histoire naturelle puis de la mettre en relation avec les caractères du milieu.

### Des stratégies démographiques aux stratégies adaptatives

D'où l'émergence d'un concept biologiquement plus réaliste qui est celui de stratégie adaptative, lequel est bien plus que la seule résultante des pressions de sélection  $r$  et  $K$ . Parry (1981) fait opportunément remarquer que dans les définitions que MacArthur & Wilson (1967) ont données des stratégies démographiques,  $r$  correspond au taux maximum de croissance de populations en expansion et  $K$  à l'aptitude compétitrice dans des milieux saturés. Mais les notions de  $r$  et  $K$  ont été étendues à tant d'autres traits de l'histoire naturelle des populations et dans tant de contextes différents qu'on ne sait plus très bien à quoi elles correspondent. Le concept  $r - K$  a au moins quatre sens différents, qui ne sont certes pas sans rapport les uns avec les autres, mais qui n'ont plus grand chose à voir avec leur sens originel : contraste entre populations en expansion et populations saturées, régulation densité-dépendante *versus* densité-indépendante, milieux stables *versus* milieux éphémères, effort de reproduction élevé *versus* faible effort de reproduction. La théorie moderne des stratégies adaptatives dépasse de loin la linéarité  $r - K$  et repose sur l'hypothèse que l'ensemble des traits démographiques, écologiques, éthologiques et physiologiques qui composent l'histoire naturelle d'une population n'ont pas d'existence indépendante mais sont coadaptés et modelés par la sélection naturelle de façon à permettre à la population de résoudre des problèmes locaux de survie (Stearns 1976, 1980). Dans cette optique, les différents traits d'histoire naturelle

forment un ensemble intégré tel que toute modification d'un caractère a des répercussions sur les autres. De plus, et ceci est capital, cet ensemble est indissociable de l'environnement où il se trouve de sorte que l'étude des stratégies adaptatives est une étude fonctionnelle et évolutive des systèmes populations-environnements. Comme le souligne Barbault (1984), le mot stratégie ne devrait être utilisé que lorsqu'une relation est établie entre les caractères démographiques et l'environnement par rapport auquel ils auraient une valeur adaptative. Le problème est donc de rechercher les processus qui, au sein des systèmes populations-environnements, déterminent la covariation des traits d'histoire naturelle. Le mot stratégie implique une notion d'optimisation, c'est-à-dire du maintien dynamique ou de l'amélioration de l'état d'adaptation (Darwinian fitness). Comme les milieux changent continuellement, cet état d'adaptation ne peut être au mieux que provisoire, d'où l'idée qu'à des échelles appropriées du temps et de l'espace, l'évolution des stratégies adaptatives est un processus permanent.

Il faut toutefois se garder d'une vision par trop idéalisée et panlogique du principe d'optimisation. Les trajectoires évolutives potentielles peuvent être restreintes ou déviées par des contraintes structurelles, physiologiques ou ontogéniques (Stearns 1977, 1980). En se référant aux principes d'optimisation, la théorie des stratégies adaptatives présuppose souvent que dans la nature les organismes réalisent les meilleures stratégies, c'est-à-dire une coadaptation idéale de leurs traits d'histoire naturelle. Ce n'est pas forcément toujours le cas (Ricklefs 1977, Gould & Lewontin 1979), les organismes pouvant parfaitement réaliser des stratégies assez efficaces pour ne pas s'éteindre sans pour autant que ces stratégies soient les meilleures (Stearns 1983a). Les modèles d'optimisation sont utiles pour formuler des prédictions mais ils ne sont qu'une possibilité théorique parmi d'autres. Dans la plupart des cas, l'équilibre entre traits démographiques est un compromis entre pressions de sélection qui peuvent s'exercer dans des directions différentes, voire opposées, tout simplement parce qu'il existe de multiples contraintes phylétiques (taille et forme du corps), physiologiques ou de développement qui limitent le jeu des possibles. Il est peu probable que tous les traits d'histoire naturelle soient des composantes intercorréées de la « fitness », évoluant de pair avec elle (Giesel & Zettler 1980).

La théorie des stratégies adaptatives ne peut donc se situer que dans une perspective évolutive. Elle associe donc obligatoirement l'écologie et la génétique des populations et apporte une contribution majeure à la théorie générale de l'évolution même si les généticiens ne sont pas toujours convaincus du bien fondé d'une irruption de l'écologie dans leurs préoccupations. D'un autre côté, cette biologie des populations s'insère dans l'étude des écosystèmes puisque la population ne peut être dissociée du contexte environnemental avec lequel elle interagit. Elle doit en particulier être étudiée dans le cadre du peuplement et surtout de la guilda tant il est vrai que de nombreux traits de son histoire naturelle ne peuvent être abordés que par une approche intégrant d'autres espèces : problèmes de compétition, de prédation, de parasitisme, de limites à la ressemblance d'espèces affines et de partage des ressources. Un exemple particulièrement démonstratif en sera donné plus loin à propos de la biologie des populations de Cyprinodontes dans la forêt tropicale humide.

Comment, concrètement, aborder le problème des stratégies adaptatives ? L'étude fonctionnelle d'un système population-environnement et l'éventuelle mise en évidence de l'adaptation des traits d'histoire naturelle à cet environnement suppose la connaissance :



1) de caractères strictement démographiques tels que la fécondité, l'âge à la maturité sexuelle, la durée de vie féconde, les taux de mortalité, l'espérance de vie, les âges et sex-ratios. Ces paramètres définissent la structure et la cinétique démographique de la population,

2) mais aussi d'autres caractères tels que l'aptitude à la dispersion (émigration, taux et rayon de dispersion des propagules) ; des traits comportementaux : techniques de chasse, territorialité, soins aux jeunes ; la structuration sociale de la population et le rôle de cette structuration dans la démographie ; la niche réalisée par cette population, c'est-à-dire, pour être bref, la façon dont elle s'approprie et gère l'énergie nécessaire à sa croissance, sa maintenance et sa reproduction (aspects bioénergétiques et écophysiologiques).

Cette série de caractères propres à la population constitue le premier volet du système. Le second concerne l'environnement lui-même, à savoir :

1) les relations que la population entretient avec d'autres populations (compétition, prédation, parasitisme),

2) les contraintes du milieu : climat, saisonnalité, abondance et modalités de la distribution des ressources, régime des perturbations.

Lorsque les traits d'histoire naturelle d'une population ou, mieux, de plusieurs populations à comparer sont ainsi définis et mesurés et que les caractères et contraintes de l'environnement sont connus et reliés aux premiers, on dispose des ingrédients nécessaires à la définition des stratégies réalisées par ces populations dans ces milieux particuliers et à ce moment précis de leur histoire. Nous nous limitons alors à une position précise des processus biogéographiques sur les échelles du temps et de l'espace, la troisième échelle, celle du changement, étant précisément celle qui justifie l'existence de différences spatio-temporelles que l'on s'efforce de rechercher et d'expliquer.

Jusqu'ici nous restons dans le champ de l'écologie : le diagnostic des relations entre telle constellation de traits d'histoire naturelle et telle constellation de caractères d'environnement ne dit rien sur les mécanismes mis en jeu. Décrire la variabilité de certains traits démographiques n'est qu'une partie du problème. Encore faut-il pouvoir l'expliquer en répondant à la question : dans quelle mesure les différences constatées entrent-elles dans le cadre de la plasticité phénotypique des populations (dont l'amplitude peut d'ailleurs être elle-même génétiquement contrôlée, cf. *infra*) ou ont-elles un support génétique ? C'est là que la génétique des populations doit ou devrait intervenir malgré les difficultés souvent considérables qu'implique une telle approche.

## STRATÉGIES ADAPTATIVES ET GÉNÉTIQUE DES POPULATIONS

Il y a donc une étroite interdépendance entre écologie et génétique des populations. Le problème est de savoir quels en sont les mécanismes. La plupart des traits d'histoire naturelle présentent une plus ou moins grande plasticité phénotypique qui est, en elle-même, une réponse à la variabilité de l'environnement. Darwin (1881)

l'avait bien vu quand il écrivait que la plasticité devait être favorisée chez les espèces soumises à des « repeated and great changes of conditions » et Wright (1931, p. 147) d'écrire que la plasticité du développement « is not only of the greatest significance as a factor of evolution in damping the effects of selection... but is itself perhaps the chief object of selection ». Cette plasticité s'applique à des caractères tels que la survie, la fécondité, la taille des jeunes, la sensibilité de la fécondité à la densité, etc. On sait par exemple que la Chouette effraie *Tyto alba* peut moduler sa fécondité annuelle (entre zéro et quinze œufs) en réponse directe à l'abondance de ses proies qui est très variable d'une année sur l'autre (micromammifères). Une telle plasticité est probablement sous contrôle génétique et doit être adaptative (Roughgarden 1974, Caswell 1983) car elle permet l'ajustement immédiat de l'effort de reproduction à la variabilité spatiale ou temporelle de l'environnement. La valeur sélective d'un caractère ne dépend pas seulement de sa moyenne mais aussi de sa variance et, de ce fait, la plasticité d'un caractère est une réponse adaptative très importante (Levins 1968, Roughgarden 1974, Lacey *et al.* 1983, Barbault 1984). Les différences inter-populations de la variance (pour une même moyenne) de traits démographiques aussi importants que les processus de croissance ou l'allocation d'énergie pour la reproduction peuvent, en elles-mêmes, constituer des stratégies différentes.

De nombreuses études empiriques révèlent l'existence de corrélations entre traits d'histoire naturelle qui suggèrent une base génétique à leur coadaptation (Etges 1982). Cependant, la compréhension de la façon dont ces traits coévoluent n'est encore que très approximative, d'où la nécessité d'études combinées d'écologie et de génétique quantitative des populations. Des raisons historiques et de multiples difficultés, tant théoriques que pratiques, font que l'articulation entre génétique et écologie des populations n'est pas facile (King & Dawson 1983, Barbault 1984) mais elle constitue pour les années à venir un enjeu scientifique de premier plan. L'écologiste étudiant les stratégies adaptatives s'adresse à « l'espace des phénotypes ». Il compare des populations qualitativement différentes et présuppose que ces différences ont une valeur de survie. Il reconnaît donc implicitement que cet « espace des phénotypes » interagit avec l'« espace des génotypes ». C'est habituellement par inférence *a posteriori* des corrélations entre structures et fonctions qu'on identifie les processus d'adaptation. Ces pionniers que furent E. Mayr et D. Lack, le premier en biosystématique évolutive, le second en écologie évolutive (cf. par exemple Lack 1965) interprétaient l'évolution des systèmes qu'ils étudiaient par cette démarche qui est légitime. Pour des raisons théoriques et pratiques, ils ne pouvaient aller plus loin mais cette démarche ne permettait pas d'accéder aux mécanismes de causalité.

Des recherches récentes ont dans certains cas démontré clairement le déterminisme génétique des différences de profils démographiques entre populations soumises à différentes contraintes d'environnement. En voici un exemple :

Il existe sur l'île de Trinidad, dans les Antilles, un Guppy, *Poecilia reticulata* qui habite les ruisseaux dont certains sont peuplés par un Cichlidé prédateur *Crenicichla alta*, qui s'attaque aux adultes de Guppys alors que d'autres sont peuplés par un autre prédateur, *Rivulus hartii*, qui s'attaque aux jeunes Guppys. Reznick & Endler (1982) ont démontré que les profils démographiques de ces deux types de populations sont différents selon que la prédation frappe les jeunes poissons ou les adultes. L'effort de reproduction est plus intense, la taille à la première reproduc-

tion est plus faible et la fécondité instantanée est plus élevée chez les populations dont les adultes plutôt que les jeunes sont victimes de prédation. On a là un exemple du rôle probable de ce facteur d'environnement qu'est la prédation sur le fonctionnement démographique de ces populations. L'espérance de reproduction future étant faible chez les populations dont les adultes sont soumis à une forte prédation, l'investissement reproducteur est élevé et précoce, ce qui a pour conséquence de diminuer le temps de génération  $T$ . Le fait d'avoir pu comparer ces deux systèmes différents permet de prédire que le facteur prédation est bien l'élément clé dans le façonnement des deux profils démographiques. La mise en évidence d'une relation entre un facteur d'environnement et une stratégie de reproduction est un pas important mais qui reste à l'état d'hypothèse tant que la preuve d'une relation de causalité n'est pas définitivement apportée expérimentalement. C'est précisément cette preuve que Reznick (1982) a apportée en élevant en laboratoire quatre lots de Guppys, deux provenant de populations soumises à prédation sur les jeunes par le prédateur *Rivulus* et deux provenant de populations soumises à prédation sur adultes par le prédateur *Crenicichla*. Or les F2 issus des parents de ce deuxième lot se sont reproduits plus tôt, à une taille inférieure, et on engendré davantage d'alevins que leurs homologues issus du lot soumis à prédation par *Rivulus*. On a là la preuve expérimentale qu'il existe une base génétique à ces différences et que cette base provient des pressions de sélection exercées par la prédation. Des expériences réalisées dans le même esprit sur des Salamandres Nord-Américaines par Berven (1983) et Berven & Gill (1983) ont prouvé l'existence d'un déterminisme génétique aux différences entre traits démographiques chez différentes populations des États-Unis et du Canada.

Si les exemples précédents illustrent la réalité d'un déterminisme génétique des différences observées, ils ne permettent pas d'expliquer les mécanismes mis en jeu. L'objectif serait donc de pouvoir expliquer les mécanismes d'adaptation en termes de changements de fréquences géniques, ce qui revient à identifier et mesurer les fonctions de transfert entre telle ou telle combinaison génétique et tel ou tel trait phénotypique (morphologique, physiologique ou démographique).

Nous en sommes encore loin mais nous aurons déjà bien avancé quand généticiens et écologistes se seront mis d'accord pour répondre à ces deux questions (Stearns 1983a) :

1) que devons nous savoir de la génétique pour prédire les changements phénotypiques ? Certes l'étude des systèmes génétiques simplifiés et l'application de la génétique mendélienne ont donné beaucoup de résultats mais les règles de transfert entre une distribution donnée de génotypes et la distribution des phénotypes qui les expriment sont encore presque inconnues à l'échelle de ce niveau d'intégration qu'est la constellation de traits éco-démographiques coadaptés.

2) que devons nous savoir des phénotypes et de leurs interactions avec l'environnement pour prédire les changements génétiques ? Traditionnellement et parce qu'il n'a guère les moyens de faire autrement, l'écologiste évolutif réduit l'organisme au seul concept de « fitness », assimilant l'ensemble des traits éco-démographiques à un seul paramètre qui est la résultante d'une constellation de caractères sur chacun desquels la sélection naturelle peut opérer de façon différente.

Alors que la génétique privilégie les gènes au détriment de l'organisme plongé dans son milieu, la théorie des stratégies adaptatives privilégie l'« histoire



naturelle », c'est-à-dire un tout intégré de paramètres coadaptés. Cette démarche est justifiée par le fait que c'est l'organisme dans son ensemble, en interaction avec son environnement, qui produit la génération suivante, d'autant plus que la plupart des traits démographiques sont probablement codés par de nombreux loci. Mais le fait que les uns envisagent le problème de l'amont vers l'aval, c'est-à-dire qu'ils descendent du gène au phénotype alors que les autres l'envisagent dans l'autre sens explique en grande partie la difficulté du dialogue et les divergences de vue sur *l'unité de sélection*. Dans le premier cas, la causalité va du gène à l'organisme tandis que dans le second, elle va de l'organisme au gène (Stearns 1982). En fait, la causalité est double et c'est bien là que réside la difficulté : elle se situe du gène à l'organisme au cours de l'ontogénèse et de l'organisme au gène au cours du processus de sélection des phénotypes. Il n'y a donc pas *une* unité de sélection mais deux processus complémentaires d'aller et retour : la mécanique des gènes et les interactions entre organisme et environnement (Lewontin 1974, Stearns 1982). Il ne s'agit pas de perspectives alternatives mais c'est le reflet de la réalité du processus évolutif.

Un pas important est toutefois franchi par la mesure de l'héritabilité des traits démographiques et de leur covariance (Falconer 1960). L'héritabilité de nombreux traits d'histoire naturelle a été démontrée, par exemple chez les Rats (Jinks & Broadhurst 1963), la Mésange charbonnière (van Noordwijk *et al.* 1980, Perrins & Jones 1979) et des insectes (Dingle *et al.* 1977).

## ÉTUDE DE CAS

Parmi de nombreux exemples qui pourraient illustrer le thème des stratégies adaptatives, j'en ai choisi trois qui portent sur des groupes différents : lézards, poissons, oiseaux. Ils illustrent à la fois l'unicité de la problématique générale et les particularités propres à chaque groupe. Ces particularités portent sur certains points fondamentaux de la biologie générale de ces animaux fort différents mais aussi sur les possibilités d'accès à la mesure des traits majeurs de leur histoire naturelle. Bref, chaque groupe présente ses avantages et ses inconvénients de sorte qu'ils sont complémentaires : chacun doit pouvoir contribuer pour sa propre part à l'élaboration d'une théorie des stratégies adaptatives. Ces exemples ont deux choses en commun : 1) tous les trois sont basés sur une démarche comparative, soit entre populations d'une même espèce confrontées à des conditions différentes d'environnement (lézards, oiseaux), soit entre espèces affines d'une même guilda coexistant dans le même voisinage (poissons). Tous les trois s'efforcent d'expliquer certains traits majeurs de la biologie des populations à la lumière des paramètres d'environnement par rapport auxquels ces traits ont une valeur adaptative ; 2) aucun n'est « achevé » : la complexité des problèmes soulevés et la multiplicité des facteurs qui entrent en jeu sont telles qu'il ne peut y avoir un terme à de telles études surtout que la durée introduit une autre dimension, celle de la variabilité temporelle. On remarquera en particulier qu'aucun de ces exemples n'apporte encore de réponse définitive au problème crucial du déterminisme génétique des structures éco-démographiques observées.

### L'exemple du Lézard vivipare

Ce petit lézard *Lacerta vivipara*, largement répandu en Europe sauf en région méditerranéenne, est la seule espèce connue de la famille des Lacertidés dont le développement embryonnaire s'accomplit entièrement *in utero*. L'animal est insectivore et manifeste une certaine agressivité interindividuelle. Cependant, les domaines vitaux des différents individus se chevauchent largement, y compris ceux des mâles en période d'accouplement (Heulin 1984). Les femelles peuvent se reproduire dès l'âge de un an lorsque les conditions climatiques le permettent et elles sont toutes reproductrices à deux ans. Pilorge (1982) a montré dans une population du Massif Central que la plupart des individus se reproduisent deux fois et que l'énergie investie dans la reproduction est quatre fois plus élevée lors de la deuxième saison qu'à la première (9,5 % contre 2,9 %). Cette différence tient à ce que l'énergie investie dans la croissance diminue considérablement à partir de l'âge de deux ans : la plus grande partie de l'énergie disponible est consacrée à la croissance au cours des deux premières années, puis à la reproduction à partir de la troisième saison. On est donc en droit de supposer qu'il existe un équilibre concurrentiel entre croissance et reproduction comme le suggère la théorie moderne des stratégies adaptatives. Dans une population bretonne étudiée par Heulin (1984), la mortalité est de l'ordre de 90 % chez les jeunes de première année puis elle diminue (66 % à un an et 60 % à deux ans) pour réaugmenter à trois ans (64 %) et quatre ans (70 %). La longévité maximale de l'animal est de l'ordre de cinq ans.

Quatre populations ont été comparées dont trois sont situées en montagne dans le Massif Central à des altitudes comprises entre 1 000 m et 1 200 m et une en plaine dans la région de Paimpont (Bretagne). L'analyse comparée de ces populations a permis à Pilorge *et al.* (1983) de noter que :

1) dans toutes les populations, la taille et le poids de la portée sont positivement corrélés avec la longueur et le poids de la femelle ;

2) les jeunes sont significativement plus lourds en Bretagne que dans le Massif Central (180 mg contre 161 à 167 mg) ;

3) le poids relatif de la ponte est beaucoup plus élevé dans l'une des populations de montagne (Lac Montcineyre) que dans toutes les autres ;

4) au cours des quatre années d'étude, les performances démographiques ont présenté une grande variabilité interannuelle : entre 300 et 4 700 mg pour le poids total des portées, toutes populations confondues ; entre 5,15 et 6,20 jeunes par femelle ; dans la station du lac Pavin (Massif Central), les femelles mesuraient en moyenne 59 mm en 1978, 62 mm en 1980 et 58,7 mm en 1981. D'une façon générale, la variabilité des traits démographiques est élevée dans toutes les populations et elles est plus élevée à l'échelle intrapopulationnelle qu'à l'échelle interpopulationnelle.

Le rapport du poids des jeunes à celui des femelles permet de comparer l'investissement dans la reproduction entre les différentes populations. Il apparaît alors que les lézards investissent davantage dans la reproduction — les jeunes sont à la fois plus nombreux et plus lourds — en Bretagne que dans le Massif Central (Pilorge 1982). De surcroît, lorsque les conditions climatiques sont favorables, une proportion variable des femelles de la population bretonne avance d'une année sa première reproduction par rapport aux autres (Heulin 1984). Conformément au modèle de

Cole (1954), cette précocité de la reproduction a un effet plus important sur l'effort de reproduction que l'augmentation de la fécondité instantanée. En revanche, les taux de mortalité sont plus élevés dans la population bretonne que dans les autres. C'est dans la population la plus nordique de Belgique, où la densité est la plus forte, que la croissance des individus est la plus lente et la fécondité la plus faible. Mais l'investissement énergétique par jeune produit est plus important qu'ailleurs (poids plus élevé des jeunes à leur naissance).

Quelle est la signification adaptative de ces différences de fonctionnement démographique entre populations ? La réponse à cette question nécessite la prise en considération des paramètres d'environnement par rapport auxquels les différents pro-fils observés auraient une valeur adaptative. Une hypothèse vraisemblable est que la longue saison favorable en plaine (Bretagne) autorise un effort de reproduction élevé rendu nécessaire par une prédation plus sévère que dans les milieux de montagne. Si cette hypothèse se vérifie, ce qui nécessite la mesure de la pression de prédation dans les différentes populations, l'exemple du lézard vivipare confirmerait à l'échelle intraspécifique ce qui fut observé à l'échelle interspécifique, à savoir un renouvellement plus rapide de populations peu longévives mais fécondes lorsqu'elles sont soumises à une forte prédation, même si les milieux sont bioclimatiquement cléments et prévisibles. Toutefois, des recherches en cours comparant trois populations situées dans des milieux différents mais à la même latitude et à la même altitude soulignent le rôle important que jouent l'abondance des ressources alimentaires et la structure du milieu physique (Pilorge *com. pers.*).

Quels que soient les facteurs responsables de cette modulation du fonctionnement des populations du lézard vivipare, la grande variabilité interannuelle au sein d'une même population et l'importance des différences entre populations apparemment soumises à des ensembles de facteurs environnementaux très proches rendent inapproprié le modèle des stratégies  $r$  et  $K$ .

Un autre aspect intéressant des recherches en cours sur le lézard vivipare concerne l'utilisation de l'espace. Dans la population de Bretagne, l'animal paraît présenter une dynamique spatio-temporelle liée au sexe et à l'âge. Heulin (1984) a remarqué une forte hétérogénéité de la répartition spatio-temporelle au sein de cette population bretonne. Une dispersion à grande distance (300 m) des jeunes en direction de biotopes marginaux est compensée par un mouvement d'immigration des femelles adultes gestantes dans les biotopes de prédilection plus humides qui sont importants pour cette espèce en raison des contraintes écophysiologiques liées aux besoins en eau. Toutefois, ces phénomènes de dispersion et d'échanges d'individus à l'échelle d'une mosaïque de biotopes sont vraisemblablement liés à la structure particulière de la station bretonne. Dans ce cas, ils jouent probablement un rôle régulateur dans la dynamique de cette population. Si cette fonction régulatrice se vérifiait, elle présenterait chez les lézards, comme ce fut le cas pour les oiseaux et les micromammifères (cf. Chap. III et IV), un exemple supplémentaire du rôle fondamental d'une utilisation dynamique de l'espace par échanges d'individus entre les différentes pièces d'une mosaïque de biotopes.



## Les Cyprinodontes du Bassin de l'Ivindo (Gabon)

J'ai choisi l'exemple de ce groupe d'espèces voisines parce que la biologie de chacune considérée séparément serait incompréhensible si on ne la situait par rapport à celle des autres. Cet exemple est donc une excellente illustration de l'influence que peuvent avoir les interactions interspécifiques dans la dynamique et la régulation des populations locales. D'un point de vue biogéographique à grande échelle, c'est probablement aussi l'un des exemples les plus originaux pour illustrer le rôle des interactions interspécifiques autres que la prédation ou la compétition directe dans la régulation des diversités à l'échelle d'un même « voisinage ».

Brosset (1982) a fait une étude de longue haleine particulièrement élégante sur l'histoire naturelle de huit espèces de Cyprinodontes dans la forêt tropicale humide du Gabon. Ces petits poissons de quelques centimètres, fort prisés des aquariophiles, vivent exclusivement dans les marigots de la forêt et dépendent entièrement de cette dernière, y compris pour la nourriture qui, pour toutes les espèces sauf deux, est composée d'insectes qui tombent des arbres. Ce sont des poissons « forestiers » qui apparaissent avec la forêt primaire et disparaissent avec elle. Dans les systèmes étudiés par Brosset, huit espèces sont sympatriques et syntopiques. Strictement liés aux marigots qui sont des systèmes fermés et indépendants les uns des autres, les Cyprinodontes ont probablement évolué sur place, ce qui pose de très intéressants problèmes de différenciation évolutive et écologique. Ces huit espèces se répartissent en cinq genres : *Epiplatys* (une espèce : *E. sangmelinensis*), *Aphyosemion* (trois espèces : *A. cameronense*, *A. punctatum*, *A. hertzegi*), *Raddaella* (une espèce : *R. batesi*), *Diapteron* (deux espèces : *D. georgiae*, *D. cyanostictum*) et *Hylopanchax* (une espèce : *H. sylvestris*).

Les espèces des genres *Epiplatys*, *Aphyosemion*, *Raddaella* et *Hylopanchax* sont diurnes, insectivores et chassent en surface tandis que les *Diapteron*, également diurnes, sont planctonophages. Les principaux traits de leur histoire naturelle sont les suivants.

1) Il n'y a pratiquement pas d'isolement spatial entre les espèces ; on peut les rencontrer en abondance, toutes espèces confondues, dans des marigots n'excédant pas 2 à 3 cm de profondeur. On note toutefois une tendance chez les *Epiplatys* et *Hylopanchax* à habiter un microbiotope particulier : la bordure des courants. Ce type de distribution se répète dans un système de milieux qui est lui-même stable et répétitif.

2) Les espèces insectivores (toutes sauf les deux *Diapteron*) ont exactement le même régime et se nourrissent indistinctement des insectes qui tombent de la voûte foliaire ; ce régime ne varie pas sur le cycle annuel.

3) Quand plusieurs espèces cohabitent dans le même site, il n'y a pas de partage du temps entre elles, en particulier pas d'alternance dans l'utilisation de l'espace et du temps, ni variations périodiques des effectifs.

4) Les systèmes de reproduction sont remarquables. La fécondité de ces poissons est étonnamment basse et certains *Diapteron* ne pondent qu'un œuf par jour, mais le volume de chaque œuf est important. La faible production en jeunes est compensée par un investissement parental considérable dans chacun. La structure d'âges des populations est de ce fait très inhabituelle chez les poissons puisque le rapport des

jeunes aux adultes est toujours inférieur à 50 %. Contrairement aux autres aspects de leur histoire naturelle, les stratégies de reproduction des Cyprinodontes sont très variables d'une espèce à l'autre et cette variabilité concerne le cycle de reproduction, le nombre d'œufs pondus par unité de temps, le rythme d'émission des œufs, leur volume et l'existence ou non de diapauses pré- ou post-incubatoires. Il existe même chez *Raddaella batesi* une variation de l'aptitude à la diapause et un espacement du développement embryonnaire des œufs d'une même ponte. Ces caractères contribuent probablement à étaler dans le temps les risques d'extinction chez cette espèce dont les individus se caractérisent précisément par une grande brièveté de vie. Enfin, il existerait des substances inhibitrices du type phéromones qui règlent la reproduction des poissons, non seulement à l'échelle d'une même espèce, mais aussi à celle de la guilda dans son ensemble.

5) Les Cyprinodontes offrent un exemple remarquable de structuration sociale déterminée par l'environnement. Les structures sociales ne sont pas des attributs spécifiques immuables mais sont liées à la nature de l'environnement du moment et changent avec lui. On trouve suivant les cas, et ceci chez toutes les espèces, des individus isolés, des groupes apparemment non structurés, des groupes multi-mâles hiérarchisés avec des femelles et des jeunes, des groupes de mâles célibataires et des harems. Lorsque les dimensions du biotope changent, les groupes sociaux passent d'une structure sociale à une autre selon un scénario qui est le même chez toutes les espèces. Dans les *affluents très petits et très peu profonds* (1 à 3 cm) du marigot, on trouve des groupes sociaux structurés d'individus nains (adultes et jeunes) pouvant appartenir à sept espèces mélangées. Ces populations sont organisées en harems, familles et groupes multi-mâles. Dans le *cours principal* du marigot, le peuplement est peu dense, distribué par taches et se compose de grands adultes répartis en groupements polyspécifiques de deux ou trois espèces. Dans les *eaux mortes*, souilles et empreintes d'Éléphant, on ne trouve que des populations denses d'une seule espèce, comprenant des adultes et des jeunes. Les poissons se répartissent alors en harems, les mares les plus grandes pouvant héberger une dizaine de mâles accompagnés chacun d'une à quatre femelles tandis que les plus petites (empreintes de pied d'Éléphant) n'abritent chacune qu'un seul harem.

6) Enfin, les Cyprinodontes sont très polymorphes, la diversité des phénotypes et la variabilité génétique qu'ils expriment étant considérable.

On sait depuis longtemps qu'il existe une régulation sociale de la reproduction de ces poissons. A l'échelle intraspécifique, cette régulation se traduit par l'élimination des mâles dominés. Mais les expériences que Brosset a réalisées en laboratoire ont prouvé de façon inattendue l'existence d'une régulation à l'échelle interspécifique : la présence d'une espèce dans un aquarium inhibe la reproduction d'une autre et cette inhibition se fait sans doute par l'intermédiaire de phéromones qui bloquent la ponte. Ce blocage est levé dès qu'on place un couple monospécifique dans de l'« eau neuve ». De ce fait, il y a incompatibilité entre espèces d'un même genre alors que cette inhibition n'existe pas entre genres différents. Il semble de plus qu'en milieu fermé, une espèce puisse inhiber toutes les autres à son profit, l'espèce inhibitrice étant toujours la première établie. Cette faculté d'inhibition interspécifique expliquerait la présence régulière dans les mares de populations monospécifiques dont l'identité spécifique varie d'une mare à l'autre : c'est la première arrivée qui exclut les autres.

Comme le souligne Brosset, on retrouve chez ce peuplement de poissons forestiers certains des principaux traits d'histoire naturelle qui caractérisent les Vertébrés de la forêt équatoriale : grand nombre d'espèces à l'échelle régionale, faible fécondité, grande espérance de vie des individus, renouvellement lent des générations, structures sociales élaborées, étroite intégration de l'organisation du peuplement dans le système forestier.

Voilà pour le volet « histoire naturelle des espèces ». Qu'en est-il maintenant de son complément, le volet « environnement » ? Chaque marigot étant un système clos isolé des autres, comment se fait le brassage des différentes populations et leur régulation spatio-temporelle à l'échelle des marigots ? On constate qu'à l'échelle d'un groupe de mares, chacune d'elles n'est habitée que par une seule espèce à un moment donné alors qu'elle pourra être habitée par une autre à un autre moment. La réponse à cette question est donnée par l'existence d'un régime actif et efficace de perturbations qui secouent en permanence le système. Lors de pluies violentes, les marigots peuvent déborder pendant quelques heures, inondant les zones basses adjacentes. Ainsi balayés de leurs stations par ces courants brefs et violents, les poissons se répandent sur le sol forestier inondé. Par ailleurs, la physionomie des stations locales est périodiquement remaniée par l'action des Éléphants. Ils bouleversent le lit du marigot et, en se roulant dans la vase, créent un peu partout des « souilles », futures stations à Cyprinodontes. Même leurs empreintes peuvent constituer des biotopes à coloniser.

Comment a pu se faire une spéciation régionale aussi active d'espèces aussi nombreuses et comment parviennent-elles à coexister alors qu'elles ont la même taille, le même régime alimentaire, les mêmes rythmes d'activité, le même rythme de croissance et la même répartition ? Les faits ne corroborent aucune des hypothèses issues de la théorie de la niche qui expliquent la multiplicité des espèces d'un même peuplement par la spécialisation extrême de niches étroites (cf. *supra* : la théorie de la niche). En effet, les niches ne sont isolées ni sur le plan spatial, ni sur le plan trophique, ni sur le plan temporel. L'observateur qui chercherait à individualiser la niche de chaque espèce lors d'une campagne de terrain limitée dans le temps serait confronté à un véritable casse-tête puisque toutes réalisent la même niche ! La clé de ce problème qui malmène les théories classiques sur la structuration des peuplements repose sur la combinaison de trois facteurs : 1) le système de perturbations locales causées par les crues et les Éléphants qui remanient constamment la répartition spatio-temporelle d'isolats éphémères, 2) l'extinction fréquente de petites populations locales par un taux élevé de parasitisme. Ces extinctions libèrent périodiquement des nouveaux sites à coloniser, 3) l'exclusion par inhibition de la reproduction de toutes les espèces sauf une dans les mares nouvellement créées ou « remises à neuf » par les perturbations. La première espèce qui parvient à structurer une population empêche l'établissement des autres dans le même milieu. C'est un exemple particulièrement subtil et efficace d'exclusion par compétition. Il y a donc de fréquentes extinctions-recolonisations locales mais les processus de renouvellement concernent des espèces écologiquement interchangeableables. Quant aux mécanismes de spéciation, on peut penser que la forte variabilité génétique qui caractérise cette famille a été propice à une différenciation de micro-populations isolées à la suite de perturbations. L'isolement reproductif a sans doute été réalisé à travers la variabilité des stratégies de reproduction qui est probablement le mécanisme privilégié de différenciation évolutive dans cette famille. Lorsque les différentes espèces sont mises en contact par les perturbations, elles ne s'excluent pas par com-



pétition, déplacement de caractère, ou autre mécanisme classique mais elles ont aménagé leur coexistence grâce aux mécanismes d'inhibition interspécifique de la reproduction. Comme aucune espèce n'est dominante sur les autres puisque c'est la première arrivée dans une mare qui inhibe les autres, la coexistence des espèces a été rendue possible par la multiplicité des microbiotopes disponibles et constamment remis sur le marché de l'offre par les perturbations. On a donc là l'exemple particulièrement démonstratif d'un système populations-environnement dans lequel la variabilité de ce dernier a conditionné l'évolution des premières.

C'est donc à l'échelle du peuplement dans son ensemble que se sont façonnés les traits d'histoire naturelle des différentes espèces, en particulier les mécanismes de régulation, qu'ils soient démographiques, écologiques, éthologiques ou physiologiques. Chaque espèce considérée séparément n'est qu'un pion interchangeable d'un même jeu.

### Mésanges continentales et insulaires

Petits passereaux forestiers répandus et abondants, les Mésanges sont un bon modèle pour étudier la variation des stratégies d'adaptation en fonction des variations de l'environnement. Les différences considérables de distribution à grande échelle et de structure des peuplements que les avifaunes Corses présentent par rapport à leurs homologues continentales (cf. Blondel 1979, 1981, 1985b et Chap. V) constituent une circonstance favorable à l'étude comparée des stratégies adaptatives. Ces différences ont été à l'origine d'une série d'hypothèses sur l'existence d'un « syndrome d'insularité » à l'échelle des populations. Remarquons que cet exemple illustre le bien fondé d'une démarche interactive entre différents niveaux de perception. Ces hypothèses se rapportent à l'utilisation des ressources et la régulation des populations. Deux biotopes furent choisis pour mener à bien ces comparaisons, l'un dans la Cèdraie du Mont-Ventoux (Provence), l'autre dans une forêt de Chênes verts en Corse (Blondel & Isenmann 1979, Isenmann 1982, Michelland 1982, Blondel 1985a). Les principales différences entre ces biotopes portent sur 1) leur structure : forêt de Chênes verts à basse altitude en Corse, forêt mixte de conifères et de feuillus à moyenne altitude au Ventoux, 2) la composition des peuplements : il n'y a que 19 espèces en Corse contre 35 sur le continent, d'où de probables différences dans les interactions interspécifiques entre île et continent, 3) une probable modification des ressources alimentaires dont la phénologie et l'abondance sont certainement différentes entre les deux sites, 4) un climat beaucoup plus frais et imprévisible sur le continent que sur l'île. On voit en effet sur la figure VI-4 que les températures sont toujours beaucoup plus élevées sur l'île que sur le continent et, chose plus importante, que la *prévisibilité* du climat insulaire (calculée au moyen de l'indice de Lewontin, 1966, à partir de la variance des logarithmes des valeurs absolues) est bien meilleure sur l'île. Ces deux biotopes furent équipés de nichoirs artificiels dans le but de suivre la cinétique démographique de ces populations et de contrôler les individus par capture-marquage-recapture. Les principales questions qui se posent à cette échelle de résolution des phénomènes sont les suivantes.

1) Observe-t-on des différences de cinétique démographique et de structure d'âges entre les populations insulaires et leurs homologues continentales ?

2) Si oui, à quoi sont-elles dues ? Plusieurs hypothèses, d'ailleurs non exclusives

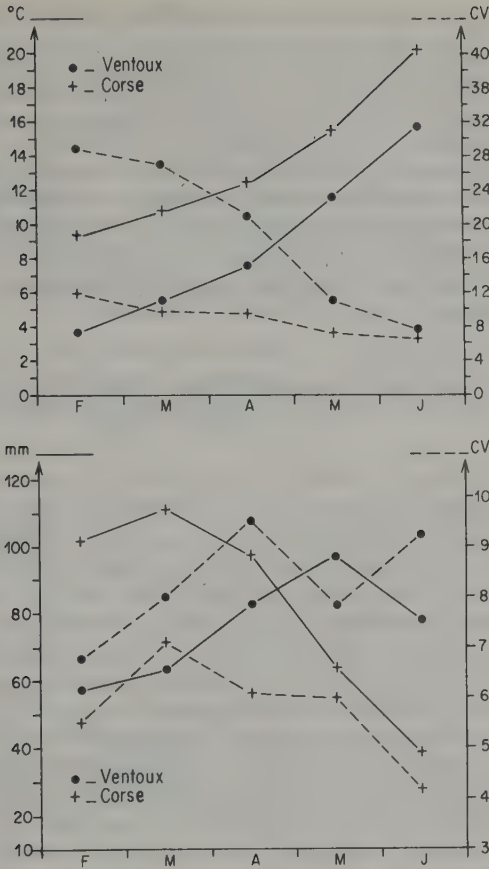


FIG. VI-4. — Températures moyennes mensuelles (en haut) et précipitations moyennes mensuelles (en bas) ainsi que leurs coefficients de variabilité (coefficient de Lewontin) au Mont-Ventoux et dans la vallée du Fango (Corse) entre février et juin (1976-1982) (BLONDEL 1985a).

les unes des autres, pourront être examinées. Elles ont trait à la nature des coactions intraspécifiques et interspécifiques qui ne sont pas les mêmes dans les deux peuplements, au rôle joué directement ou indirectement par les différences de climat, enfin à l'influence éventuelle d'une modification des ressources alimentaires (abondance, diversité et accessibilité).

3) Les modifications de l'environnement insulaire s'accompagnent-elles de différences dans la manière dont les organismes exploitent les ressources ?

4) Si oui, ces différences se répercutent-elles sur la morphologie et le comportement des oiseaux ?

5) Si la structure et le fonctionnement de ces populations ne sont pas les mêmes entre les deux biotopes, ces différences entrent-elles dans le cadre de la plasticité phénotypique des populations ou ont-elles un déterminisme génétique ?

Je ne parlerai ici que du problème de la régulation démographique.

La figure VI-5 illustre les traits les plus saillants de la démographie comparée de la Mésange bleue *Parus caeruleus* entre le Mont-Ventoux et la Corse. On note sur l'île par rapport au continent : 1) un retard de trois semaines dans le déclenchement de la reproduction, 2) une réduction de près de 30 % du nombre d'œufs pondus : l'oiseau pond en moyenne 8,9 œufs sur le continent contre 6,2 seulement sur l'île, 3) l'absence totale de secondes nichées sur l'île alors que 15 % des Mésanges continentales entreprennent une seconde reproduction dans la même saison, 4) enfin un succès de reproduction bien plus faible sur l'île puisque chaque couple de Mésange bleue produit en moyenne 6,4 jeunes par an au Ventoux contre 2,6 seulement en Corse.

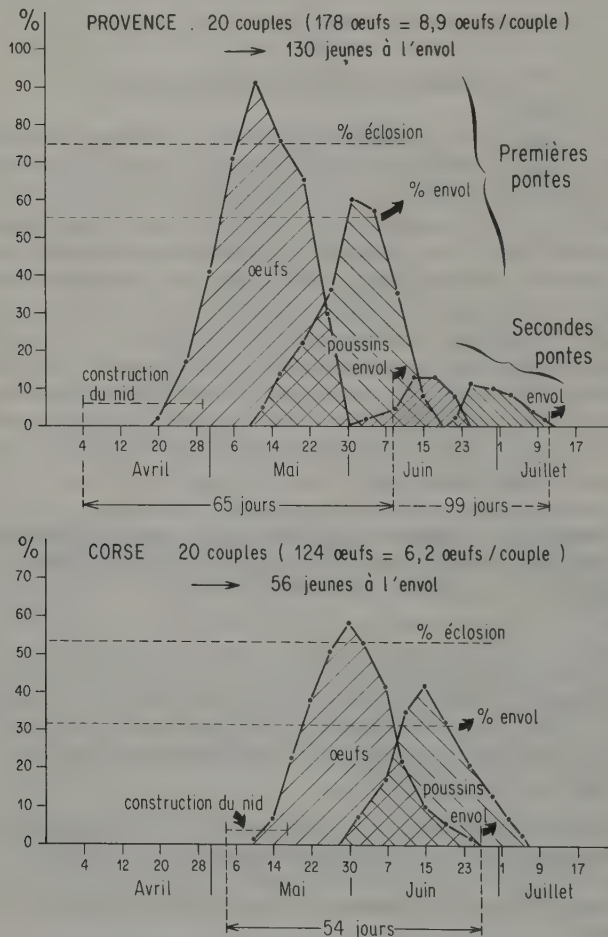


FIG. VI-5. — Démographie comparée de la Mésange bleue *Parus caeruleus* au Mont-Ventoux et en Corse (vallée du Fango). Les données de Corse sont calculées par rapport à celles du Mont-Ventoux. Tous les caractères de la reproduction sont modifiés sur l'île : reproduction retardée, moindre fécondité, absence de secondes pontes, cycle plus court.



Compte tenu du retard de la reproduction en Corse et de l'absence de secondes nichées, le cycle reproducteur est plus court et plus simple sur l'île que sur le continent. Au Ventoux, la durée d'occupation des niohirs par les oiseaux est en moyenne de 65 jours pour les couples qui n'élèvent qu'une nichée et 99 jours pour ceux qui en élèvent deux, contre 54 jours seulement en Corse (fig. VI-5).

Malgré ces différences considérables dans la valeur des paramètres démographiques liés à la reproduction, la structure d'âges des individus reproducteurs ne diffère pas significativement entre les deux régions. En moyenne, 68 % des adultes reproducteurs sont âgés de plus de un an en Corse, le complément (32 %) étant des oiseaux qui, nés l'année précédente, se reproduisent pour la première fois. Ces pourcentages sont respectivement de 67 % et 33 % sur le continent.

Comment interpréter ces résultats et quelle est la signification adaptative des différences constatées si signification adaptative il y a ? Il y a lieu de distinguer deux aspects, le déterminisme du déclenchement de la reproduction et la régulation démographique.

Pour ce qui est du *déclenchement de la reproduction* qui présente des différences étonnantes entre les deux régions, il y a une corrélation positive entre la date de ponte et les températures pour la population continentale mais pas pour la population insulaire (Blondel 1985a). Le climat continental agit comme déclencheur proximal de la reproduction à une date telle que la période d'élevage des jeunes, qui nécessite beaucoup d'énergie, coïncide avec l'abondance maximale de la nourriture. Un déclenchement précoce de la reproduction autorise le remplacement des nichées détruites par les intempéries printanières qui sont fréquentes, ainsi éventuellement qu'une seconde nichée. Tout se passe comme si une reproduction aussi précoce que possible donnait le temps aux oiseaux de réparer d'éventuelles casses causées par les catastrophes climatiques. Tout cela est en parfaite conformité avec ce qu'on observe ailleurs en Europe (Perrins 1979). En Corse par contre, le débourrement plus lent et plus tardif de la végétation, auquel est probablement associée une disponibilité plus tardive et moins pléthorique en proies pour les Mésanges, se traduit par une reproduction différée dans le temps mais climatiquement plus sûre, les intempéries meurtrières étant inconnues en mai et juin quand les oiseaux élèvent leur nichée. Mais la reproduction tardive en Corse présente d'autres inconvénients : les Mésanges paraissent buter en fin de saison sur deux facteurs limitants dont le rôle est encore insuffisamment connu : les excès de température que certaines observations préliminaires laissent supposer être léthaux pour les poussins au nid, et un parasitisme sévère par les larves hématophages d'un Diptère, *Tripocallyphora lindneri*, qui peuvent entraîner la mort de très nombreux poussins (près des deux tiers en 1979). Quoi qu'il en soit, le climat et les processus biologiques qui lui sont associés (nourriture) agissent dans les deux cas comme déclencheur direct de la reproduction.

Quant à la *régulation démographique* de ces populations, deux théories qui ne sont d'ailleurs pas exclusives l'une de l'autre se proposent d'expliquer la signification évolutive des paramètres démographiques, en particulier la fécondité. La première est un raffinement de l'hypothèse fondamentale de Lack (1950) qui veut que la fécondité soit ajustée au nombre maximum de poussins que les parents peuvent nourrir. Cette théorie s'appuie sur le principe d'allocation d'énergie et le concept d'optimisation de l'effort de reproduction en rapport avec l'espérance de vie des adultes (Williams 1966). Intégrée par Cody (1966, 1971) au modèle des sélections

«  $r$  » et «  $K$  », cette théorie envisage le coût de la reproduction consenti par la population comme un compromis entre les dépenses de reproduction et d'autres dépenses nécessaires à la maintenance des individus. Comme les environnements insulaires sont plus stables et plus prévisibles que les environnements continentaux, la mortalité des individus y serait moindre et les populations seraient proches de la capacité biologique des milieux, d'où une saturation en individus. Dans de telles conditions, la meilleure stratégie serait de réduire le budget de reproduction au profit du budget de maintenance, l'énergie ainsi économisée par un moindre coût de reproduction étant réinvestie dans d'autres composantes de l'aptitude darwinienne telles que l'efficacité dans la recherche de la nourriture, l'évitement des prédateurs et l'aptitude compétitrice dans des environnements saturés.

La seconde théorie, qui s'appuie aussi sur le postulat de Lack, stipule que l'effort de reproduction est fondamentalement déterminé par la quantité de nourriture dont les parents disposent pour élever leurs jeunes. Dans les milieux insulaires stables où la saisonnalité est estompée, la mortalité hivernale est faible de sorte que les fluctuations d'effectifs sur le cycle annuel sont peu prononcées. Dans de telles conditions de stabilité éco-climatique et de stabilité numérique des populations, les différences d'abondance des ressources entre le printemps et l'hiver seraient également peu prononcées. Ces faibles surplus alimentaires printanniers dans les milieux insulaires n'autoriseraient l'élevage que d'un nombre limité de jeunes, d'où une diminution de l'effort de reproduction par rapport à ce qu'on observe dans les environnements continentaux plus contrastés. La quantité des ressources disponibles pendant la saison de reproduction en relation avec la densité des populations ne dépend alors que de la saisonnalité des ressources. Cette théorie est connue sous le nom d'hypothèse d'Ashmole (Ricklefs 1980) ; elle propose que l'effort de reproduction est directement fonction de la saisonnalité, quelle que soit l'abondance absolue des ressources, cette dernière déterminant l'abondance totale de la population mais nullement ses mécanismes de régulation démographique. Dans l'hypothèse de Cody, il y a coadaptation des paramètres de survie et de fécondité tandis que dans celle d'Ashmole, la réduction de la fécondité et l'augmentation de la survie sont des phénomènes indépendants l'un de l'autre mais qui sont liés tous les deux à la stabilité de l'environnement.

Les deux théories reposent sur la prévisibilité bioclimatique qui se traduirait par une moindre mortalité hivernale sur l'île que sur le continent. Par contre elles diffèrent dans la causalité de la réduction de l'effort de reproduction et c'est cette seule composante qui les distingue l'une de l'autre. Dans l'hypothèse d'Ashmole, les oiseaux ne peuvent élever plus de jeunes qu'ils ne le font parce que l'accroissement printannier de la nourriture ne le permet pas, tandis que dans la première, ils pourraient le faire mais s'en « abstiennent » (par coadaptation des paramètres démographiques) et réinvestissent l'énergie dans d'autres activités, notamment la survie des adultes dans un équilibre entre les différents paramètres éco-démographiques.

Laquelle de ces deux théories est la mieux validée par les résultats obtenus sur les Mésanges ? Bien que tous les ingrédients nécessaires à la solution du problème ne soient pas encore réunis, on dispose déjà de quelques éléments de réponse. En ajoutant expérimentalement des poussins dans des nichées insulaires afin que leur nombre soit le même que celui des nichées continentales, Gaubert (1984) et Blondel *et al.* (1985) ont observé que non seulement les Mésanges corses sont parfaitement capables d'élever ce surnombre de jeunes, mais que de plus, leur taux de croissance

n'en est nullement affecté. Le poids à l'envol des poussins des nichées agrandies, qui est un bon indicateur de leurs chances ultérieures de survie (Perrins 1965, van Balen 1973), n'est pas inférieur à celui des poussins issus de nichées normales. Il découle de ces observations que :

1) l'hypothèse selon laquelle les oiseaux insulaires investissent plus dans la recherche de la nourriture ou dans la compétition, et que ce surcroît d'investissement dans la maintenance des individus entraîne, par coadaptation des traits démographiques, un moindre investissement dans la reproduction, doit être écartée.

2) les différences d'abondance de nourriture entre l'hiver et le printemps, qui sont le fondement de l'hypothèse d'Ashmole, ne déterminent pas directement la fécondité puisque la quantité de nourriture disponible au printemps permet aux oiseaux de nourrir plus de jeunes qu'ils ne le font naturellement. Pas plus que la première, l'hypothèse d'Ashmole n'est directement validée par l'expérience.

D'autres auteurs avant nous avaient déjà montré qu'on pouvait très bien ajouter avec succès des poussins dans des nichées sans que cela se traduise par une mortalité accrue ou un moindre développement des individus. Nur (1984) l'a fait sur la Mésange bleue et Askenmo (1979) sur le Gobe-mouche noir *Ficedula hypoleuca*. Ces expériences montrent que la fécondité observée n'est pas forcément la fécondité la plus productive, ce qui remet sérieusement en cause l'hypothèse de Lack.

En réalité, les informations fournies par ces expériences sont insuffisantes pour cerner avec précision les déterminants écologiques des deux stratégies réalisées. Un élément important manque encore. C'est celui de la survie des adultes en relation avec leur investissement dans la reproduction. Williams (1966) souligne très justement que le nombre de jeunes produits est une mesure incomplète de la « fitness ». Chez les animaux qui se reproduisent plusieurs fois au cours de leur vie, on doit aussi considérer la survie des adultes. La liaison entre grandeur de la ponte et survie des adultes est l'une des idées de base des théories modernes d'histoire naturelle. D'où la question : quel est l'impact sur la survie ultérieure des adultes du surcroît d'investissement qu'on leur impose en ajoutant des poussins à leur nichée ? Comme l'ont montré Williams (1966) et Charnov & Krebs (1974), les organismes itéropares n'ont aucun intérêt à hypothéquer leur propre survie immédiate si l'espérance de reproduction future se traduit au bout du compte par un plus grand nombre de jeunes produits sur plusieurs années qu'en une seule. Autrement dit, la grandeur de ponte optimale (Charnov & Krebs 1974) n'est pas celle qui produit le plus de jeunes mais celle qui maximise la « fitness » individuelle, celle-ci s'exprimant sur toute la durée de vie de l'individu. Pour une espèce itéropare qui se reproduit pour la première fois à l'âge de un an, comme c'est le cas de la Mésange bleue, l'effort de reproduction se mesure par  $N_{(T+1)} = P + b.S$  où  $b$  est la grandeur de la ponte,  $S$  le taux de survie de la ponte à la première année et  $P$  la survie adulte. Si la mortalité adulte est fonction de la fécondité, la ponte optimale est plus faible que la ponte la plus productive (Charnov & Krebs 1974).

La clé de la réponse réside dans la mesure comparée de l'effort de reproduction dans les deux biotopes *en relation avec la survie des adultes*, ces deux statistiques dépendant elles-mêmes de la densité de la population, de la saisonnalité des ressources et d'autres facteurs comme l'efficacité du rendement énergétique de la nourriture (Ricklefs 1980) et les besoins énergétiques des oiseaux. N'oublions pas en effet que lorsque les Mésanges insulaires élèvent leurs poussins, la température



ambiante moyenne est d'au moins 10°C supérieur à celle du Ventoux. Le coût de maintenance et de croissance est donc beaucoup plus faible en Corse et ce fait doit être pris en considération quand on compare les quantités de ressources entre les deux biotopes. La consommation individuelle de chaque Mésange corse est certainement beaucoup plus faible que celle de son homologue continentale.

Le moindre effort de reproduction en Corse par rapport au Ventoux devrait s'accompagner d'une moindre mortalité des adultes comme le veulent les deux hypothèses évoquées plus haut. Or l'âge-ratio des adultes reproducteurs ne révèle pas de différences significatives dans la proportion des individus âgés de plus de un an. Ce fait pour le moins surprenant à première vue suggère que la mortalité des adultes est à peu près la même dans les deux biotopes (de l'ordre de 50 %). Cependant, l'évaluation de l'espérance de vie au moyen de cette proportion des âges à la reproduction est une mesure approximative et probablement biaisée de la survie réelle des individus. Seule une étude (en cours) sur la dynamique des populations, en particulier une mesure de la sensibilité des différents paramètres démographiques, résoudra le problème.

Cet exemple montre deux choses.

1) La réalité d'un fonctionnement bien différent des populations lorsqu'elles sont confrontées à des caractères différents de leur environnement.

2) L'absence d'une théorie générale et unitaire expliquant de façon satisfaisante les mécanismes de régulation démographique. Les différentes hypothèses avancées jusqu'ici ne sont pas contradictoires car chacune ne met l'accent que sur une partie seulement des traits d'histoire naturelle des populations. En fait, les stratégies adaptatives sont toujours des phénomènes particuliers à telle population immergée dans tel environnement et chaque système « population-environnement » est un cas singulier chargé d'une histoire propre et qu'on doit traiter comme tel. Rien ne permet d'affirmer qu'il y a toujours nécessairement une « optimisation » des stratégies réalisées (Ricklefs 1977). Dans le cas des populations de Mésanges discutées dans cet exemple, une multitude de facteurs dont l'intensité est différente d'un milieu à l'autre, agit de concert pour façonner l'histoire naturelle des populations : le climat par son action directe (intempéries sur le continent, chaleurs excessives en Corse), ou indirecte à travers la phénologie et l'abondance des ressources alimentaires, la prédation, le parasitisme, les différences dans la compétition intra- et interspécifique. Démêler un tel écheveau n'est pas une mince affaire et la complexité des problèmes soulevés dans chaque situation particulière est telle que les modèles généraux sont inaptes à les résoudre.

Comme le soulignent Stearns (1976) et Wilkner & Walter (1983), la compréhension des stratégies adaptatives passe par une analyse fine des interactions entre l'ensemble des traits d'histoire naturelle des populations et notamment la nature des relations de réciprocité entre fécondité et survie. C'est une étude intégrée et de longue haleine des systèmes populations-environnements qui constitue aujourd'hui l'une des pistes de recherche les plus fécondes à cette échelle de résolution des phénomènes biogéographiques.

## BIBLIOGRAPHIE

- Abbott, I. 1974. The avifauna of Kangaroo Island and causes of its impoverishment. Emu 74, 124-134.
- Abbott, I. 1977. Species richness, turnover and equilibrium in insular floras near Perth, Western Australia. Aust. J. Bot. 25, 193-208.
- Abbott, I. 1978. Factors determining the number of land bird species on islands around South-Western Australia. Oecologia (Berl.) 33, 221-233.
- Abbott, I. 1980. Theories dealing with the ecology of landbirds on islands. Adv. Ecol. Res. 11, 329-371.
- Abbott, I. 1981. The composition of landbird faunas of islands around South-Western Australia: is there evidence for competitive exclusion? J. Biogeogr. 8, 135-144.
- Abbott, I. 1983. The meaning of  $z$  in species/area regressions and the study of species turnover in island biogeography. Oikos 41, 385-390.
- Abbott, I., Abbott, L.K. and Grant, P.R. 1977. Comparative ecology of Galapagos ground finches (Geospiza Gould): evaluation of the importance of floristic diversity and interspecific competition. Ecol. Monoqr. 47, 151-184.
- Abbott, I. and Grant, P.R. 1976. Nonequilibrium bird faunas on islands. Am. Nat. 110, 507-528.
- Acherar, M., Lepart, J. et Debussche, M. 1984. La colonisation des friches par le pin d'Alep (Pinus halepensis Miller) en Languedoc méditerranéen. Oecol. Plant. 5 (19), 179-189.
- Alatalo, R.V., 1981. Habitat selection of forest birds in the seasonal environment of Finland. Ann. Zool. Fenn. 18, 103-114.
- Alatalo, R.V. 1982a. Bird species distribution in the Galapagos and other archipelagoes: competition or chance? Ecology 63, 881-887.
- Alatalo, R.V. 1982b. Evidence for interspecific competition among European tits Parus spp.: a review. Ann. Zool. Fenn., 309-317.
- Alcover, J.A. 1979. Els Mammífers de les Balears. Moll. éd. Ciutat de Mallorca.
- Alcover, J.A., Moya-Sola, S. et Pons-Moya, J. 1981. Les quimeres del passat. Els Vertebrats fossils del Plió-Quaternari de les Balears i Pitiuses. Edit. Moll. Palma de Mallorca.
- Allan, J.D., Barnhouse, L.W., Prestbye, R.A. and Strong, D.R. 1973. On foliage arthropod communities of Puerto Rico second growth vegetation. Ecology 54, 628-632.
- Amadon, D. 1966. The superspecies concept. Syst. Zool. 15, 245-249.
- Anderson, M. and Wiklund, C.G. 1978. Clumping versus spacing out: experiments on nest predation in Fieldfares (Turdus pilaris). Anim. Behav. 26, 1207-1212.
- Anderson, P.K. 1970. Ecological structure and gene flow in small mammals. Symp. Zool. Soc. London 26, 299-325.
- Anderson, W.W. 1971. Genetic equilibrium and population growth under density regulated selection. Am. Nat. 105, 489-498.
- Andrewartha, H.G. and Birch, L.C. 1954. The Distribution and Abundance of Animals. Chicago Univ. Press.
- Angerbjörn, A. 1985. The evolution of body size in mammals on islands: some comments. Am. Nat. 125, 304-309.
- Arrhenius, O. 1921. Species and area. J. Ecol. 9, 95-99.
- Arthur, W. 1982. The evolutionary consequences of interspecific competition. Adv. Ecol. Res. 12, 127-187.
- Ashmole, N.P. 1968. Competition and interspecific territoriality in Empidonax flycatchers.

- Syst. Zool. 17, 210-212.
- Askenmo, C. 1979. Effects of addition and removal of nestlings on nestling weight, nestling survival and female weight loss in the Pied Flycatcher Ficedula hypoleuca. Orn. Scand. 8, 1-18.
- Ayala, F.J. 1975. Genetic differentiation during the speciation process. Evol. Biol. 8, 1-78.
- van BALEN, J.H. 1973. A comparative study of the Great Tit Parus major in different habitats. Ardea 61, 1-93.
- Ball, I.R. 1975. Nature and formulation of biogeographic hypotheses. Syst. Zool. 24, 407-430.
- Ball, I.R. 1980. The status of historical biogeography. Acta XVII Congr. Int. Orn. Band II, Berlin, 1283-1288.
- Barbault, R. 1976. Contribution à la théorie des stratégies démographiques: recherches sur leur déterminisme écologique chez les lézards. Bull. Soc. Zool. France 101, 671-693.
- Barbault, R. 1977. Etude comparative des cycles journaliers d'activité des lézards Cophosaurus texanus, Cnemidophorus scalaris, Cnemidophorus tigris dans le désert de Mapimi (Mexique). Bull. Soc. Zool. Fr. 2, 159-168.
- Barbault, R. 1981. Biologie des Populations et des Peuplements. Masson, Paris.
- Barbault, R. 1984. Le concept de stratégie démographique, point de rencontre privilégié entre écologistes et généticiens de populations ? Acta Oecologica/Oecologia gener. 5, 243-259.
- Barbault, R., Grenot, C. et Uribe, Z. 1978. Le partage des ressources alimentaires entre les espèces de lézards du désert de Mapimi (Mexique). Rev. Ecol., Terre et Vie 32, 135-150.
- Barrowclough, G. 1983. Biochemical studies of microevolutionary processes. Pages 223-261 in A.H. Brush and G.A. Clark, Jr., (eds.). Perspectives in Ornithology. Cambridge Univ. Press, Cambridge.
- Batten, L.A., 1976. Bird communities of some Killarney woodlands. Proc. Royal Irish Acad. 76 B, 285-313.
- Bauwens, D. and Thoen, C. 1981. Escape tactics and vulnerability to predation associated with reproduction in the lizard Lacerta vivipara. J. Anim. Ecol. 50, 733-743.
- Bazille-Robert, E. 1979. Flore et végétation du sud de la France pendant la dernière glaciation d'après l'analyse anthracologique. Thèse 3<sup>e</sup> cycle, USTL, Montpellier.
- de Beaulieu, J.-M. 1977. Contribution pollénanalytique à l'histoire tardiglaciaire et holocène de la végétation des Alpes méridionales françaises. Thèse, Univ. Aix-Marseille III.
- de Beaulieu, J.-L. et Reille, M. 1984. A long upper Pleistocene pollen record from Les Echets, near Lyon, France. Boreas 13, 111-132.
- Benzécri, J. 1973. L'Analyse des Données. 2 vol. Dunod, Paris.
- Bergerud, A.T. 1983. Prey switching in a simple ecosystem. Sci. Am. 249, 130-141.
- Bernard-Laurent, A. 1984. Hybridation naturelle entre Perdrix bartavelle (Alectoris graeca saxatilis) et Perdrix rouge (Alectoris rufa) dans les Alpes maritimes. Gibier Faune sauvage 2, 79-96.
- Berndt, R. and Sternberg, H. 1968. Terms, studies and experiments on the problem of bird dispersion. Ibis 110, 256-269.
- Berven, K.A. 1982. The genetic basis of altitudinal variation in the wood frog Rana sylvatica. II. An experimental analysis of larval development. Oecologia 52, 360-369.
- Berven, K.A. and Gill, D.E. 1983. Interpreting geographic variation in life history traits. Amer. Zool. 23, 85-97.
- Beug, H.J. 1975. Changes of climate and vegetation belts in the mountains of Mediterranean Europe during the Holocene. Bull. Geol. 19, 101-110.
- Beven, S., Connor, E.F. and Beven, K. 1984. Avian biogeography in the Amazon basin and the biological model of diversification. J. Biogeogr. 11, 383-399.
- Blandin, P. et Lamotte, M. 1985. Ecologie des systèmes et aménagement: fondements théoriques et principes méthodologiques. Pages 139-162 in M. Lamotte (ed.). Fondements Rationnels de l'Aménagement d'un Territoire. Masson, Paris.
- Blondel, J. 1967. Réflexions sur les rapports entre prédateurs et proies chez les Rapaces. I. Les effets de la prédation sur les populations de proies. Terre et Vie 21, 5-32.
- Blondel, J. 1969. Synécologie des passereaux résidents et migrateurs dans un échantillon de la région méditerranéenne française. Thèse Doct. Etat, CRDP, Marseille.
- Blondel, J. 1975. L'analyse des peuplements d'oiseaux, élément d'un diagnostic écologique, I. La méthode des échantillonnages fréquentiels progressifs (E.F.P.). La Terre et la Vie 29, 533-589.



- Blondel, J. 1979. Biogéographie et Ecologie. Masson, Paris.
- Blondel, J. 1980. L'influence du morcellement des paysages sur la structure des communautés. Acta Oecologica/Oecol. gener. 1, 91-100.
- Blondel, J. 1981. Structure and dynamics of bird communities in Mediterranean habitats. Pages 361-385 in F. di Castri, Goodall and Specht, (eds.). Maquis and Chaparrals, Coll. Ecosystems of the World, UNESCO, Elsevier, Amsterdam.
- Blondel, J. 1982. Caractérisation et mise en place des avifaunes dans le bassin Méditerranéen. Ecologia Mediterranea 8, 253-272.
- Blondel, 1984. Avifaunes méditerranéennes, histoire des peuplements. Aves 21, 209-226.
- Blondel, J. 1985a. Comparative breeding ecology of the Blue tit and the Coal tit in mainland and island Mediterranean habitats. J. Anim. Ecol. 54, 531-556.
- Blondel, J. 1985b. Habitat selection in island versus mainland birds. Pages 477-516 in M.L. Cody (ed.). Habitat Selection in Birds. Academic Press, New York.
- Blondel, J. 1985c. Historical and ecological evidence on the development of Mediterranean avifaunas. Acta XVIII Cong. Int. Orn., Moscow, in press.
- Blondel, J. et Bourlière, F. 1979. La niche écologique, mythe ou réalité? Terre et Vie 33, 345-374.
- Blondel, J., Chessel, D. and Frochot, B. Bird species impoverishment and niche enlarging on islands, a case study from the comparison of two ecological successions. In press.
- Blondel, J. et Choisy, J.-P. 1983. Biogéographie des peuplements d'oiseaux à différentes échelles de perception, de la théorie à la pratique. Acta Oecol./Oecol. gener. 4, 89-110.
- Blondel, J. et Cuvillier, R. 1977. Une méthode simple et rapide pour décrire les habitats d'oiseaux: le stratiscope. Oikos 29, 326-331.
- Blondel, J., Ferry, C. et Frochot, B. 1970. La méthode des indices ponctuels d'abondance (I.P.A.) ou des relevés d'avifaune par "stations d'écoute". Alauda 38, 55-71.
- Blondel, J., Ferry, C. et Frochot, B. 1973. Avifaune et végétation, essai d'analyse de la diversité. Alauda 41, 63-84.
- Blondel, J., Ferry, C. et Frochot, B. 1981. Point counts with unlimited distance. Pages 414-420 in C.J. Ralph and J.M. Scott, (eds.). Estimating the Numbers of Terrestrial Birds. Stud. Avian Biol. 6.
- Blondel, J. et Frochot, B. 1976. Caractères généraux de l'avifaune Corse; effets de l'insularité et influence de l'homme sur son évolution. Bull. Soc.Sci. Hist. Nat. Corse 619/620, 63-74.
- Blondel, J., Gaubert, H. et Corman, A. 1985. Sur les mécanismes régulateurs de l'investissement dans la reproduction chez la Mésange bleue Parus caeruleus (Aves). C.R. Acad. Sci. Paris Sér. III, 18, 673-678.
- Blondel, J. et Huc, R. 1978. Atlas des oiseaux nicheurs de France et biogéographie écologique. Alauda 46, 107-129.
- Blondel, J. et Isenmann, P. 1979. Insularité et démographie des Mésanges du genre Parus (Aves). C.R. Acad. Sci. Paris, Sér. D, t. 282, 161-164.
- Blondel, J. et Isenmann, P. 1981. Guide des Oiseaux de Camargue. Delachaux et Niestlé, Neuchâtel.
- Blondel, J., Vuilleumier, F., Marcus, L.F. and Terouanne, E. 1984. Is there ecomorphological convergence among Mediterranean bird communities of Chile, California and France? Evolutionary Biology 18, 141-213.
- Bock, W.J. 1963. The cranial evidence for Ratite affinities. Proc. XIII Int. Orn. Congr., 39-54.
- Bock, W.J. 1973. Philosophical foundation of classical evolutionary classification. Syst. Zool. 22, 375-392.
- Bocquet, Ch., Génernmont, J. et Lamotte, M. 1976-1980. Les Problèmes de l'Espèce dans le Règne Animal. 3 vol. Soc. Zool. Fr., Paris.
- den Boer, P.J. 1968. Spreading of risk and stabilization of animal numbers. Acta Biotheor. 18, 165-194.
- Bond, R.R. 1957. Ecological distribution of breeding birds in the upland forests of southern Wisconsin. Ecol. Monogr. 27, 351-384.
- Bonhomme, F., Britton-Davidian, J., Thaler, L. et Triantaphyllidis, C. 1978b. Sur l'existence en Europe de quatre groupes de souris (genre Mus L.) du rang espèce et semi-espèce, démontrée par la génétique biochimique. C.R. Acad. Sci. Paris 287, 631-633.
- Bonhomme, F., Catalan, J., Gerasimov, S., Orsini, P. et Thaler, L. 1983. Le complexed'espèces du genre Mus en Europe centrale et orientale. I. Génétique. Z. Säugetierkunde 48, 78-85.
- Bonhomme, F., Martin, S. et Thaler, L. 1978a. Hybridation en laboratoire de Mus musculus et Mus spretus Lataste. Experientia 34, 1140-1141.
- Bourlière, F. 1983. Animal species diversity in tropical forests. Pages 77-91 in

- F.B. Golley (ed.). Tropical Rain Forest Ecosystems. A. Structure and Function. Elsevier, Amsterdam.
- Bouvarel, P. 1984. Le dépérissement des forêts attribué à la pollution atmosphérique. Le Courrier de la Nature 94, 30-35.
- Boyce, M.S. 1984. Restitution of  $r$  and  $K$  selection as a model of density-dependent natural selection. Ann. Rev. Ecol. Syst. 15, 427-447.
- Brodkorb, P. 1971. Origin and evolution of birds. Pages 19-55 in D.S. Farner and J.R. King (eds.). Avian Biology. Vol. I. Academic Press, New York.
- Brokaw, N.V.L. 1982. The definition of a treefall gap and its effects on measures of forest dynamics. Biotropica 14, 158-160.
- Brosset, A. 1982. Le peuplement de Cyprinodontes du bassin de l'Inwindo, Gabon. Rev. Ecol. (Terre et Vie) 36, 233-295.
- Brown, J.H. 1971. Mammals on mountaintops: nonequilibrium insular biogeography. Amer. Nat. 105, 467-478.
- Brown, J.H. 1975. Geographical ecology of Desert Rodents. Pages 315-341 in M.L. Cody and J.M. Diamond (eds.). Ecology and Evolution of Communities. Harvard Univ. Press, Cambridge, Mass.
- Brown, J.H. and Gibson, A.C. 1983. Biogeography. C.V. Mosby Comp., Saint-Louis.
- Brown, K.S. 1976. Geographical patterns of evolution in Neotropical Lepidoptera. Systematics and derivation of known and new Heliconini (Nymphalidae: Nymphalinae). J. Entomol. (B) 44, 201-242.
- Brown, K.S., Sheppard, P.M. and Turner, J.R. 1974. Quaternary refugia in tropical America: evidence from race formation in Heliconius butterflies. Proc. Roy. Soc. Lond. B 187, 369-378.
- Brown, W.L. and Lieberman, G.A. 1973. Resource utilization and coexistence of seed-eating desert rodents in sand dune habitats. Ecology 54, 788-797.
- Brown, W.L. and Wilson, E.O. 1956. Character displacement. Syst. Zool. 5, 48-64.
- Buchholz, K.F. 1954. Zur Kenntnis der Rassen von Lacerta pityusensis Bosca (Reptilia, Lacertidae). Bonn. Zool. Beitr. 5, 69-88.
- Burgess, R.L. and Sharpe, D.M. (eds.) 1981. Forest Island Dynamics in Man-dominated Landscape. Springer, New York.
- Bush, G.L. 1975. Modes of animal speciation. Ann. Rev. Ecol. Syst. 6, 339-364.
- de CANDOLLE, A. 1855. Géographie Botanique Raisonnée. Masson, Paris.
- Carlquist, S. 1966. The biota of long-distance dispersal. I. Principles of dispersal and evolution. Quart. Rev. Biol. 41, 247-270.
- Carlquist, S. 1974. Island Biology. Columbia Univ. Press, New York.
- Case, T.J. 1978. A general explanation for insular body size trends in terrestrial vertebrates. Ecology 59, 1-18.
- Case, T.J. and Sidell, R. 1983. Pattern and chance in the structure of model and natural communities. Evolution 37, 832-849.
- Cassaing, J. 1982. Les populations sauvages de souris d'Europe de la France (Mus musculus domesticus et Mus spretus): Approche étho-écologique et conséquences évolutives. Thèse 3ème cycle, USTL, Montpellier.
- di Castri, F. & Mooney, H.A. (eds.) 1973. Mediterranean-type Ecosystems: Origin and Structure. Springer-Verlag, New York.
- di Castri, F., Goodall, D.W. and Specht, R.L. (eds.) 1981. Mediterranean-type Shrublands. Elsevier, Amsterdam.
- Caswell, H. 1983. Phenotypic plasticity in life-history traits: demographic effects and evolutionary consequences. Amer. Zool. 23, 35-46.
- Chaline, J. 1972. Les rongeurs de l'aven I des abîmes de la Fage à Noailles (Corrèze). Nouv. Arch. Mus. Hist. Nat. Lyon 10, 61-78.
- Chaline, J. (ed.) 1983. Modalités, Rythmes, Mécanismes de l'Evolution biologique. Gradualisme phylétique ou Equilibres ponctués? Coll. Intern. CNRS, CNRS, Paris.
- Charles-Dominique, P., Atramentowicz, M., Charles-Dominique, M., Gérard, H., Hladik, A., Hladik, C.-M. et Prévost, M.-F. 1981. Les mammifères frugivores arboricoles nocturnes d'une forêt guyanaise: inter-relations plantes-animaux. Rev. Ecol. (Terre et Vie) 35, 341-435.
- Charlesworth, B. 1971. Selection in density-regulated population. Ecology 52, 469-474.
- Charnov, E.L. and Krebs, J.R. 1974. On clutch-size and fitness. Ibis 116, 217-219.
- Chessel, D., Lebreton, J.-D. et Prodon, R. 1982. Mesures symétriques d'amplitude d'habitat et de diversité intra-échantillon dans un tableau espèces-relevés: cas d'un gradient simple. C.R. Acad. Sci. Paris 295, Sér. III, 83-88.
- Chesson, P. 1978. Predator-prey theory and variability. Ann. Rev. Ecol. Syst. 9, 323-347.
- Cheyland, G. 1982. Les adaptations écologiques et morphologiques de Rattus rattus à divers environnements insulaires méditerranéens: étude d'un cas d'évolution rapide. D.E.A., U.S.T.L., Montpellier.

- Cheyland, G. 1984. Les mammifères des îles de Provence et de Méditerranée occidentale: un exemple de peuplement insulaire non équilibré? Terre et Vie 39, 37-54.
- Cheyland, M. 1981. Biologie et Ecologie de la Tortue d'Hermann *Testudo hermanni* Gmelin. Thèse Univ., EPHE, Montpellier.
- Clements, F.E. 1916. Plant succession: an analysis of the development of vegetation. Carnegie Inst. Washington Public. 242, 1-512.
- Clements, F.E. 1936. Nature and structure of the climax. J. Ecol. 24, 252-284.
- Cody, M.L. 1966. A general theory of clutch-size. Evolution 20, 174-184.
- Cody, M.L. 1969. Convergent characteristics in sympatric populations: a possible relation to interspecific territoriality. Condor 71, 222-239.
- Cody, M.L. 1971. Ecological aspects of reproduction. Pages 462-503 in D.S. Farner and J.R. King (eds.). Avian biology, vol. 1. Academic Press, New York.
- Cody, M.L., 1974. Competition and the Structure of Bird Communities. Princeton Univ. Press, Princeton, N.J.
- Cody, M.L. 1975. Towards a theory of continental species diversity : Bird distribution over Mediterranean habitat gradients. Pages 214-257 in M.L. Cody and J.M. Diamond, (eds.). Ecology and Evolution of Communities. Harvard Univ. Press., Cambridge, Mass.
- Cody, M.L. and Mooney, H.A. 1978. Convergence versus nonconvergence in Mediterranean-climate ecosystems. Ann. Rev. Ecol. Syst. 9, 265-231.
- Cole, L.C. 1954. The population consequences of life history phenomena. Quart. Rev. Biol. 29, 103-137.
- Colinvaux, P.A. 1982. Towards a theory of history fitness, niche and clutch of *Homo sapiens*. J. Ecol. 70, 393-412.
- Colwell, R.K. 1969. Ecological specialization and species diversity of tropical and temperate arthropods. Doct. Diss. Univ. Michigan Ann. Arbor.
- Colwell, R.K. 1984. What's new? Community ecology discovers Biology. Pages 387-396 in P.W. Price, C.N. Slobodchikoff and W.S. Gaud (eds.). A New Ecology: novel Approaches to interactive Systems. Wiley, New York.
- Connell, J.H. 1975. Some mechanisms producing structure in natural communities. Pages 460-490 in M.L. Cody and J.M. Diamond, (eds.). Ecology and Evolution of Communities. Harvard Univ. Press, Cambridge, Mass.
- Connell, J.H. 1980. Diversity and the coevolution of competitors, or the ghost of competition past. Oikos 35, 131-138.
- Connell, J.H. 1983. On the prevalence and relative importance of interspecific competition: evidence from field experiments. Am. Nat. 122, 661-696.
- Connell, J.H. and Orias, E. 1964. The ecological regulation of species diversity. Amer. Nat. 98, 399-414.
- Connell, J.H. and Slatyer, R.O. 1977. Mechanisms of succession in natural communities and their role in community stability and organization. Am. Nat. 111, 1119-1144.
- Connell, J.H. and Sousa, W.P. 1983. On the evidence needed to judge ecological stability or persistence. Am. Nat. 121, 789-824.
- Connor, E.F. and McCoy, E.D. 1979. The statistics and biology of the species-area relationship. Am. Nat. 113, 791-833.
- Connor, E.F., McCoy, E.D. and Cosby, B.J., 1983. Model discrimination and expected slope values in species area studies. Am. Nat. 122, 789-796.
- Connor, E.F. and Simberloff, D. 1979. The assembly of species communities: chance or competition? Ecology 60, 1132-1140.
- Connor, E.F. and Simberloff, D. 1983. Interspecific competition and species' co-occurrence patterns on islands: null models and the evaluation of evidence. Oikos 41, 455-465.
- Cook, R.E. 1969. Variation in species density of North American Birds. Syst. Zool. 18, 63-84.
- Cottam, G. 1981. Patterns of succession in different forest ecosystems. Pages 178-184 in D.C. West, H.H. Shugart and B.D. Botkin (eds.). Forest Succession. Springer-Verlag, New York.
- Couvet, D., Gouyon, P.-H., Kjellberg, F. et Olivieri, I. 1985. De la métapopulation au voisinage: la génétique des populations en déséquilibre. Génétique, Sélection, Evolution, sous presse.
- Cova, C. 1965. Ornitologia pratica. Hoepli, Milan.
- Cox, C.B., Healey, I.A., and Moore, B.D. 1973. Biogeography, an Ecological and Evolutionary Approach. Blackwell, Oxford.
- Cox, G.W. and Ricklefs, R.E. 1977. Species diversity and ecological release in Caribbean land bird faunas. Oikos 28, 113-122.
- Cracraft, J. 1973. Continental drift, paleoclimatology, and the evolution and biogeography of birds. J. Zool. 169, 455-545.
- Cracraft, J. 1974. Phylogenetic models and classification. Syst. Zool. 23, 71-90.
- Cracraft, J. 1980. Avian phylogeny and intercontinental biogeographic patterns. Pages 1302-1308 in R. Nöhring (ed.). Acta XVII Congr. Int. Orn., Berlin.



- Cracraft, J. 1981. Towards a phylogenetic classification of the recent birds of the world (Class Aves). Auk 98, 681-714.
- Cramer, N.F. and May, R.M. 1972. Interspecific competition, predation and species diversity: a comment. J. Theoret. Biol. 34, 289-293.
- Crégut-Bonoure, E. 1981. Données de la faune de grands mammifères pour la biostratigraphie et l'environnement du gisement pléistocène moyen de la Caune de l'Arago à Tautavel. Pages 223-242 in Datations absolues et analyses isotopiques en Préhistoire. Méthodes et limites. Datation du remplissage de la Caune de l'Arago à Tautavel. Coll. Intern. CNRS, Paris.
- Criswell, J. (ed.). 1978. Breeding bird census: mature deciduous floodplain forest. Amer. Birds 32, 60.
- Crocq, C. 1978. Ecologie du casse-noix (Nucifraga caryocatactes L.) dans les Alpes françaises du sud. Thèse Univ. Aix-Marseille III.
- Croizat, L. 1964a. Space, Time, Form: the Biological Synthesis. Caracas (Author).
- Croizat, L. 1964b. La biogéographie contemporaine. C.R. séances Soc. Biogéogr. 353, 81-86.
- Croizat, L. 1981. Biogeography: past, present and future. Pages 510-523 in G. Nelson and D.E. Rosen (eds.). Vicariance Biogeography: a Critique. Columbia Univ. Press, New York.
- Croizat, L., Nelson, G. and Rosen, D.E. 1974. Centers of origin and related concepts. Syst. Zool. 23, 165-287.
- Crowell, K.L. 1962. Reduced interspecific competition among birds of Bermuda. Ecology 43, 75-88.
- Crowell, K.L. 1973. Experimental zoogeography: introductions of mice to small islands. Amer. Nat. 107, 535-558.
- Crowell, K.L. and Rothstein, S.I. 1981. Clutch-sizes and breeding strategies among Bermudan and north American passerines. Ibis 123, 42-50.
- Crowley, P.H. 1981. Dispersal and the stability of predator-prey interactions. Am. Nat. 118, 673-701.
- DAGET, J. 1976. Les Modèles mathématiques en Ecologie. Masson, Paris.
- Daget, Ph. 1977. Ordination des profils écologiques. Naturalia Monspeliensia, Sér. Bot. 26, 109-128.
- Darlington, P.J. 1943. Carabidae of mountains and islands: data on the evolution of isolated faunas and on atrophy of wings. Ecol. Monogr. 13, 37-61.
- Darlington, P.J. 1957. Zoogeography: the Geographical Distribution of Animals. Wiley, New York and London.
- Darlington, P.J. 1959. Area, climate and evolution. Evolution 13, 488-510.
- Darwin, Ch. 1881. Letter to Karl Semper. Page 391 in F. Darwin and A.C. Seward (eds.), 1903. More letters of Charles Darwin I. John Murray, London.
- Davis, K.P. 1959. Forest fire. Control and use. McGraw Hill.
- DeBenedictis, P.A. 1973. On the correlation between certain diversity indices. Amer. Nat. 107, 295-302.
- Debussche, M., Escarré, J. et Lepart, J. 1982. Ornithochory and plant succession in Mediterranean abandoned orchards. Vegetatio 48, 255-266.
- Debussche, M. et Isenmann, P. 1983. La consommation des fruits chez quelques Fauvettes méditerranéennes (Sylvia melanocephala, S. cantillans, S. hortensis et S. undata) dans la région de Montpellier (France). Alauda 51, 302-308.
- Delany, M.J. and Healy, M. 1966. Variation in the white-toothed shrews (Crocidura sp.) in the British Isles. Proc. Royal Soc. B 164, 63-70.
- Delattre, P. 1983. Analyse d'une relation proie-prédateur pour le modèle micromammifères-petits mustélidés en milieu de type agroécosystème. Méthode d'évaluation de la pression de prédation exercée. Acta Oecologica/Oecol. gener. 4, 179-191.
- Delattre, P. 1984. Influence de la pression de prédation exercée par une population de Belettes (Mustela nivalis L.) sur un peuplement de Microtidae. Acta Oecologica Oecol. gener.
- Descimon, H. 1976. Biogéographie, mimétisme et spéciation dans le genre Agrias Boubleday (Lep. Nymphalidae, Charaxinae). Pages 307-344 in H. Descimon (ed.). Biogéographie et évolution en Amérique tropicale. Pub. Lab. Zool. E.N.S., Paris.
- Desmet, J.-F. 1982. Les vertébrés de la haute vallée du Giffre (Haute-Savoie). Contribution à la connaissance de l'écologie du peuplement d'oiseaux. Thèse 3<sup>e</sup> cycle, Univ. Médicale et Scientifique de Grenoble.
- Dhondt, A. and Eyckerman, R. 1980. Competition and the regulation of numbers in Great and Blue tit. Ardea 68, 121-132.
- Diamond, J.M. 1969. Avifaunal equilibria and species turnover rates on the Channel islands off California. Proc. Nat. Acad. Sci. U.S.A. 64, 57-63.
- Diamond, J.M. 1970a. Ecological consequences of island colonization by south-west Pacific birds. I. Types of niche shifts. Proc. Nat. Acad. Sci. USA 67, 529-536.

- Diamond, J.M. 1970b. Ecological consequences of island colonization by south-west Pacific birds. II. The effect of species diversity on total population density. Proc. Nat. Acad. Sci. U.S.A. 67, 1715-1721.
- Diamond, J.M. 1972. Biogeographic kinetics: Estimation of relaxation times for avifaunas of Southwest Pacific islands. Proc. Acad. Sci. USA 69, 3199-3203.
- Diamond, J.M. 1973. Distributional ecology of New Guinea birds. Science 179, 759-769.
- Diamond, J.M. 1974. Colonization of exploded volcanic islands by birds: the supertramp strategy. Science 184, 803-806.
- Diamond, J.M. 1975. Assembly of species communities. Pages 342-444 in M.L. Cody and J.M., (eds.). Ecology and Evolution of Communities. Harvard Univ. Press, Cambridge, Mass.
- Diamond, J.M. 1977. Continental and insular speciation in Pacific land birds. Syst. Zool. 26, 263-268.
- Diamond, J.M. 1978. Niche shifts and the rediscovery of interspecific competition. Am. Sci. 66, 322-331.
- Diamond, J.M. 1980. Why are many tropical bird species distributed patchily with respect to available habitat? Proc. XVII Int. Orn. Congr., 968-973.
- Diamond, J.M. and Gilpin, M.E. 1982. Examination of the "null" model of Connor and Simberloff for species co-occurrence on islands. Oecologia 52, 64-74.
- Diamond, J.M. and May, R.M. 1976. Island biogeography and the design of natural reserves. Pages 163-186 in R.M. May (ed.). Theoretical Ecology. Saunders, Philadelphia.
- Diamond, J.M. and May, R.M. 1977. Species turnover rates on islands: dependence on census intervals. Science 197, 266-270.
- Diamond, J.M. and Terborgh, J.W. 1976. Observations on bird distributions and feeding assemblages along the Rio Callaria, Department of Loreto, Peru. Wils. Bull. 79, 273-282.
- Dingle, H., Brown, C.K. and Hegmann, J.P. 1977. The nature of genetic variance influencing photoperiodic diapause in a migrant insect, Oncopeltus fasciatus. Am. Nat 111, 1047-1056.
- Dobzhansky, Th. 1950. Evolution in the tropics. Am. Sci. 38, 209-221.
- Dobzhansky, Th., Ayala, F.J., Stebbins, G.L. and Valentine, J.W. 1977. Evolution. Freeman and Co.
- Dorst, J. 1974. Le polymorphisme génétique chez les oiseaux. Pages 235-270 in M. Lamotte, (ed.). Le Polymorphisme dans le Règne animal. Mém. Soc. Zool. France N° 37.
- Dragoev, P. 1974. On the population of the rock Partridge (Alectoris graeca Meisner) in Bulgaria and methods of census. Acta Ornithologica 14, 251-255.
- Drewry, C. 1970. A list of insects from El Verde, Puerto Rico. in H.T. Odum (ed.). A Tropical Rain Forest, USAEC.
- Drury, W.H., and Nisbet, I.C.T. 1973. Succession. J. Arboretum Harvard Univ. 54, 331-368.
- Dubost, G. 1968. Les niches écologiques des forêts tropicales sud-américaines et africaines, source de convergences remarquables entre Rongeurs et Artiodactyles. Terre et Vie 22, 3-28.
- EDWARDS, E.P. 1974. A coded Checklist of Birds of the World. E.P. Edwards, Sweet Briar, Virginia, U.S.A.
- Ehrlich, P.R. and Raven, P.H. 1965. Butterflies and plants: a study in coevolution. Evolution 18, 586-608.
- Eldredge, N. and Gould, S.J. 1972. Punctuated equilibria: an alternative to phyletic gradualism. In T.J.M. Schopf (ed.). Models in Paleobiology. Freeman, Cooper and Co., San Francisco.
- Elton, C.S. 1927. Animal Ecology. Sidgwick and Jackson, London.
- Elton, C.S. 1946. Competition and the structure of animal communities. J. Anim. Ecol. 15, 54-68.
- Elton, C.S. 1958. The Ecology of Invasion by Animals and Plants. Methuen, London.
- Endler, J.A. 1977. Geographic Variation, Speciation and Clines. Princeton Univ. Press, Princeton, N.J.
- Endler, J.A. 1982. Pleistocene forest refuge: fact or fancy? Pages 179-200 in G. Prance (ed.). Biological Diversification in The tropics. Columbia Univ. Press, New York.
- Escarré, J. 1979. Etude de successions post-culturelles dans les hautes garrigues du Montpellierais. Thèse 3<sup>e</sup> cycle, USTL, Montpellier.
- Etges, W. 1982. "A new view of life-history evolution" ? A response. Oikos 38, 118-122.
- FALCONER, D.A. 1960. Quantitative Genetics. Ronald Press, New York.
- Falinski, J.B. 1978a. Uprooted trees, their distribution and influence in the primeval forest biotope. Vegetatio 38, 175-183.

- Falinski, J.B. (ed.) 1978b. Vegetation dynamics. Proc. 3rd Symp. Working Group Succession Res. on Permanent Plots. Phytocenosis 7, 1-383.
- Favarger, C. et Kupfer, Ph. 1980. Applications de la cytotaxinomie à quelques problèmes d'origine ou de mise en place de la flore méditerranéenne. Pages 53-66 in A. Pons et P. Quézel (eds.). La mise en place, l'évolution et la caractérisation de la flore et de la végétation circumméditerranéenne. Naturalia Monspeliensia, Montpellier.
- Ferry, C. 1960. L'influence du traitement forestier sur les oiseaux. L'avifaune d'un taillis-sous-futaie. Cr. Congr. Soc. Sav. Dijon 1959, 779-788.
- Ferry, C. 1973. Liste des oiseaux nicheurs de Côte d'Or: composition actuelle et évolution depuis un siècle. Le Jean le Blanc 12, 1-23.
- Ferry, C. 1974. Comparison between breeding bird communities in an oak forest and a beech forest, censused by the I.P.A. method. Acta Ornithologica 14, 302-309.
- Ferry, C. 1975. Des fauvettes bilingues. La Recherche 56, 486-487.
- Ferry, C. 1976. Un test facile pour savoir si la richesse mesurée d'un peuplement se rapproche de sa richesse réelle. Le Jean le Blanc 15, 21-28.
- Ferry, C. 1977. The mapping method applied to species problems. Interspecific territoriality of Hippolais icterina (Viell.) and H. polyglotta (Viell.). Polish Ecol. Stud. 3, 145-146.
- Ferry, C. 1980. Un couple mixte d'Hippolais icterina et polyglotta a élevé deux jeunes en Côte d'Or. Le Jean le Blanc 19, 2-12.
- Ferry, C. 1984. Coadaptation des oiseaux et des plantes à la dissémination de ces dernières. Pages 147-165 in J.L. Parrot et Y. Leroy (eds.). La Fin et les Moyens: Etudes sur la Finalité Biologique et ses Mécanismes. Maloine, Paris.
- Ferry, C., Blondel, J. et Frochot, B. 1976. Plant successional stage and avifaunal structure on an island. Proc. 16th Int. Orn. Congr., Canberra, 643-653.
- Ferry, C. et Deschaintres, A. 1974. Le chant, signal interspécifique chez Hippolais icterina et polyglotta. Alauda 42, 289-312.
- Ferry, C. et Frochot, B. 1958. Une méthode pour dénombrer les oiseaux nicheurs. Terre et Vie, 1958, 85-102.
- Ferry, C. et Frochot, B. 1970. L'avifaune nidificatrice d'une forêt de Chênes pédonculés en Bourgogne: étude de deux successions écologiques. Rev. Ecol. Terre et Vie 24, 153-250.
- Ferry, C. et Frochot, B. 1974. L'influence du traitement forestier sur les oiseaux. Pages 309-326 in P. Pesson (ed.). Ecologie forestière. Gauthier-Villars, Paris.
- Ferry, C. et Frochot, B. 1982. Les oiseaux et la dissémination des plantes forestières. Le Jean le Blanc 21, 3-12.
- Fisher, A.G. 1960. Latitudinal variation in organic diversity. Evolution 14, 64-81.
- Fisher, R.A. 1930. The Genetical Theory of Natural Selection. Clarendon Press, Oxford.
- Flegg, J.J. and Bennett, T.J. 1974. The birds of oak woodlands. In M.G. Morris and F.H. Perring (eds.). The British Oak. London.
- Flint, R.F. 1971. Glacial and Quaternary Geology. John Wiley and Sons, New York.
- de Foresta, H., Charles-Dominique, P., Erard, Ch. et Prévost, M.F. 1984. Zoochorie et premiers stades de la régénération naturelle après coupe en forêt guyanaise. Rev. Ecol. (Terre et Vie) 39, 369-400.
- Forman, R.T., Galli, A.E., and Leck, Ch. F. 1976. Forest size and avian diversity in New Jersey woodlots with some landuse implications. Oecologia (Berl.) 26, 1-8.
- Forman, R.T. and Godron, M. 1981. Patches and structural components for a landscape ecology. Bioscience 31, 733-740.
- Foster, J.B. 1964. Evolution of mammals on islands. Nature 202, 234-235.
- Foster, R.B. 1980. Heterogeneity and disturbance in tropical vegetation. Pages 75-92 in M.E. Soulé et B.A. Wilcox (eds.). Conservation Biology. An Evolutionary-Ecological Perspective. Sinauer, Sunderland, Mass.
- Frelin, C. 1982. La distribution des buses variables (Buteo buteo) hivernant en Bourgogne. Le Jean le Blanc 21, 24-29.
- Frelin, C. and Vuilleumier, F. 1979. Biochemical methods and reasoning in systematics. Z. Zool. Syst. Evolutionsforsch. 17, 1-10.
- Friedmann, H. 1946. Ecological counterparts in birds. Sci. Monthly 43, 395-398.
- Fritz, P.S. 1979. Consequences of insular population structure: distribution and extinction of spruce grouse populations. Oecologia 42, 57-65.
- Frochot, B. 1979. Une étude de l'effet de lisière: dénombrement des oiseaux nicheurs sur un quadrat en lisière de forêt et de culture. Le Jean le Blanc 18, 1-18.
- Frochot, B. 1983. A quantitative study of edge effect. Pages 64-66 in F. Purroy (ed.). Censos de aves en el Mediterraneo. Proc. VII Int. Conf. Bird Census. Leon, Spain.
- Frontier, S. (ed.). 1983. Stratégies d'Echantillonnage en Ecologie. Masson, Paris.
- Fuentes, E.R. 1974. Structural Convergence of Lizard Communities in Chile and California. Ph. Dr. Thesis, Univ. of California, Berkeley.



- Fuentes, E.R. 1976. Ecological convergence of lizard communities in Chile and California. Ecology 57, 1-17.
- Fuller, R. 1983. Bird populations and management in Lincolnshire limewoods (Abstract). Ibis 125, 590-591.
- GADGIL, M. and Bossert, W.H. 1970. Life historical consequences of natural selection. Am. Nat. 102, 1-24.
- Gadgil, M. and Solbrig, O.T. 1972. The concept of  $r$  and  $K$  selection: evidence from wild flowers and some theoretical considerations. Am. Nat. 106, 14-31.
- Galli, A.E., Leck, C.F., and Forman, R.T. 1976. Avian distribution patterns within sized forest islands in central New Jersey. Auk 93, 356-365.
- Gaubert, H. 1984. Pourquoi les Mésanges insulaires investissent-elles moins dans la reproduction que ce qu'elles pourraient? Etude expérimentale de la croissance des jeunes. D.E.A., USTL, Montpellier.
- Gauch, H.G., Jr. 1982. Multivariate Analysis in Community Ecology. Cambridge Univ. Press, Cambridge.
- Gause, G.F. 1934. The Struggle for Existence. Williams and Wilkins, Baltimore.
- Gaussen, H. 1963. Ecologie et phytogéographie. Pages 927-979 in Botanique (publié sous la direction de P.P. Grassé), Masson, Paris.
- Gautier-Hion, A. 1984. La dissémination des graines par les Cercopithécinés forestiers africains. Rev. Ecol. (Terre et Vie) 32, 159-165.
- Gautier-Hion, A., Duplantier, J.-M., Quris, R., Feer, F., Sourd, Ch., Decoux, J.-P., Dubost, G., Emmons, L., Erard, Ch., Hecketsweiler, P., Mounqazi, A., Roussilhon, C. et Thiollay, J.-M. 1985. Fruit characters as a basis of fruit choice and seed dispersal in a tropical forest vertebrate community. Oecologia 65, 324-337.
- Génard, M. et Lescourret, F. 1984. Les petits vertébrés de la pineraie à crochets, fonction descriptive et rôle dans la régénération forestière. Thèse, Institut National Agronomique, Paris.
- Giesel, J.T. and Zettler, E.E. 1980. Genetic correlation of life historical parameters and certain fitness indices in Drosophila melanogaster:  $rm$ ,  $rs$ , diet breadth. Oecologia 47, 299-302.
- Gilbert, F.S. 1980. The equilibrium theory of island biogeography: fact or fiction?. J. Biogeogr. 7, 209-235.
- Gilbert, L.E. 1980. Food web organization and the conservation of neotropical diversity. Pages 11-34 in M.E. Soulé and B.A. Wilcox (eds.). Conservation Biology. Sinauer, Sunderland, Mass.
- Gill, D.E. 1978. The metapopulation ecology of the red-spotted newt, Notophtalmus viridescens (Rafinesque). Ecol. Monoqr. 48, 145-166.
- Gillespie, J. 1974. The role of environmental grain in the maintenance of genetic variation. Am. Nat. 108, 831-836.
- Gilpin, M.E. and Diamond, J.M. 1980. Subdivision of nature reserves and the maintenance of species diversity. Nature (London) 285, 567-568.
- Gilpin, M.E. and Diamond, J.M. 1982. Factors contributing to nonrandomness in species occurrences on islands. Oecologia 52, 75-84.
- Glasser, J.W. 1979. The role of predation in shaping and maintaining the structure of communities. Am. Nat. 113, 631-641.
- Glayre, D. et Magnenat, D. 1984. Oiseaux nicheurs de la haute vallée de l'Orbe. Nos Oiseaux 37, fasc. spécial, 143 pages.
- Gleason, H.A. 1922. On the relation between species and area. Ecology 3, 158-162.
- Gleason, H.A. 1925. Species and area. Ecology 6, 66-74.
- Gleason, H.A. 1926. The individualistic concept of the plant association. Bull. Torrey Bot. Club 53, 7-26.
- Glowacinski, Z. 1975. Succession of bird communities in the Niepolomice forest (Southern Poland). Ekologia Polska 23, 231-263.
- Glue, D. 1973. The breeding birds of a New Forest valley. British Birds 66, 461-472.
- Gould, S.J. et Eldredge, N. 1977. Punctuated equilibria: the tempo and mode of evolution reconsidered. Paleobiology 3, 115-151.
- Gould, S.J. et Lewontin, R.C. 1979. The sponds of San Marco and the Panglossian paradigm: a critique of the adaptationist programme. Proc. Roy. Soc. London B 205, 581-598.
- Grant, P.R. 1965. The adaptive significance of some size trends in island birds. Evolution 19, 355-367.
- Grant, P.R. 1966a. Ecological compatibility of bird species on islands. Am. Nat. 100, 451-462.
- Grant, P.R. 1966b. The density of land birds on the Tres Marias Islands in Mexico. I. Numbers and biomass. Can. J. Zool. 44, 391-400.

- Grant, P.R. 1968. Bill size, body size and the ecological adaptations of species to competitive situations on islands. Syst. Zool. 17, 319-333.
- Grant, P.R. 1971. Experimental studies of competitive interactions in a two-species system. III. Microtus and Peromyscus species in enclosures. J. Anim. Ecol. 40, 323-350.
- Grant, P.R. 1972. Convergent and divergent character displacement. Biol. J. Linn. Soc. 4, 39-68.
- Grant, P.R. 1975. The classical case of character displacement. Evol. Biol. 8, 237-337.
- Grant, P.R. 1979a. Ecological and morphological variation of Canary Island blue tits Parus caeruleus (Aves, Paridae). Biol. J. Linn. Soc. 11, 103-129.
- Grant, P.R. 1979b. Evolution of the chaffinch Fringilla coelebs on Atlantic islands. Biol. J. Linn. Soc. 91, 607-626.
- Grant, P.R. and Schluter, D. 1983. Interspecific competition inferred from patterns of guild structure. in D.R. Strong, D. Simberloff, L.G. Abele and A.B. Thistle (eds.). Ecological Communities: Conceptual Issues and the Evidence. Princeton Univ. Press, Princeton, N.J.
- Grime, J.P. 1977. Evidence for the existence of three primary strategies in plants and its relevance to ecological and evolutionary theory. Am. Nat. 111, 1169-1194.
- Grime, J.P. 1979. Plant Strategies and Vegetation Process. J. Wiley and sons, N.Y.
- Grinnell, J. 1917. The niche relationship of the California Thrasher. Auk 34, 427-433.
- Grinnell, J. 1924. Geography and evolution. Ecology 5, 225-229.
- Guillard, J. 1983. Tempêtes et forêts. Rev. Forest. Franç. 35, 6-8.
- HAAPANEN, A. 1965. Bird fauna of the Finnish forests in relation to forest succession. I. Ann. Zool. Fenn. 2, 153-196.
- Haapanen, A. 1966. Bird fauna of the Finnish forests in relation to forest succession. II. Ann. Zool. Fenn. 3, 176-200.
- von Haartman, L. 1971. Population dynamics. Pages 391-459 in D.S. Farner and J.R. King (eds.). Avian Biology, vol. 1. Academic Press, New York.
- Haffer, J. 1969. Speciation in Amazonian forest birds. Science 165, 131-136.
- Haffer, J. 1974. Avian speciation in tropical South America. Pub. Nuttall. Ornith. Club 14, 1-390.
- Haffer, J. 1977a. Pleistocene speciation in Amazonian birds. Amazoniana 6, 161-191.
- Haffer, J. 1977b. Secondary contact zones of birds in Northern Iran. Bonn. Zool. Monoqr. 10, 64pp.
- Haffer, J. 1978. Distribution of Amazonian forest birds. Bonn. Zool. Beitr. 29, 38-78.
- Haffer, J. 1981. Aspects of neotropical bird speciation during the Cenozoic. Pages 371-394 in G. Nelson and D.E. Rosen (eds.). Vicariance Biogeography: a Critique. Columbia Univ. Press, New York.
- Haffer, J. 1982. General aspects of the refuge theory. Pages 6-26 in G. Prance (ed.). Biological Diversification in the Tropics. Columbia Univ. Press, New York.
- Haftorn, S. 1953-1956. Contribution to the food biology of tits, especially about storing of surplus food. Part I. The crested tit (Parus c. cristatus L.). Det Kgl. Norske Vidensk. Selsk. 1953 n° 4. Part II. The coal tit (Parus a. ater L.). Ibid. 1956 N° 2. Part III. The willow tit (Parus atricapillus). Ibid. 1956 N° 3.
- Haggett, P. and Chorley, R.J. 1969. Models, paradigms and the new Geography. in Integrated Models in Geography; part IV of Models in Geography (R.J. Chorley and P. Haggett, Eds.). Univ. Paperbacks, Methuen, London.
- Haila, Y. 1983. Ecology of island colonization by northern land birds: a quantitative approach. Dpt. of Zoology, Univ. of Helsinki.
- Haila, Y., Hamski, I., Järvinen, O. et Ranta, E. 1982. Insular biogeography: a northern European perspective. Acta Oecologia/Oecol. gener. 3, 303-318.
- Haila, Y. and Järvinen, O. 1983. Landbird communities on a Finnish island: Species impoverishment and abundance patterns. Oikos 41, 255-273.
- Hallam, A. 1976. Une Révolution dans les Sciences de la Terre. Le Seuil.
- Hallé, F., Oldeman, R.A.A. et Tomlinson, P.B. 1978. Tropical Trees and Forests. An architectural Analysis. Springer-Verlag, Berlin.
- van der Hammen, T. 1974. The Pleistocene changes of vegetation and climate in tropical South America. J. Biogeogr. 1, 3-26.
- Harper, J.L. 1977. Population Biology of Plants. Academic Press, New York.
- Hartshorn, G.S. 1978. Tree falls and tropical forest dynamics. Pages 617-638 in P.B. Tomlinson and M.H. Zimmerman, (eds.). Tropical Trees as living Systems. Cambridge Univ. Press.
- Hassel, M.P. 1976. Arthropod predator-prey systems. Pages 71-93 in R.M. May (ed.). Theoretical Ecology. Blackwell, Oxford.
- Hassell, M.P. 1978. The Dynamics of Arthropod Predator-prey Systems. Princeton Univ. Press, Princeton, N.J.

- Hassell, M.P. and May, R.M. 1974. Aggregation of predators and insect parasites and its effect on stability. J. Anim. Ecol. 43, 567-587.
- Hastings, A. 1977. Spatial heterogeneity and the stability of predator-prey systems. Theor. Popul. Biol. 12, 37-48.
- Havershmidt, F. 1971. Large numbers of birds exploiting a fruit tree in Surinam. Wils. Bull. 83, 104-105.
- Heaney, L.R. 1978. Island area and body size of insular mammals: evidence from the tri-colored squirrel (Callosciurus prevosti) of Southeast Asia. Evolution 32, 29-44.
- Heatwole, H. and Levins, R. 1972. Trophic structure, stability and faunal change during colonization. Ecology 53, 531-534.
- Heim de Balsac, H. et de Beaufort, F. 1966. La Crocidure de l'île de Sein. Sa position parmi les populations françaises de Crociodura suaveolens. Mammalia 30, 634-636.
- Heinselman, M.L. 1981. Fire intensity and frequency as factors in the distribution and structure of northern ecosystems. Pages 7-57 in D.C. West, H.H. Shugart and B.D. Botkin (eds.). Forest Succession. Springer-Verlag, New York.
- Henderson, M., Merriam, G. and Wegner, J. 1984. Patchy environments and species survival: chipmunks in an agricultural mosaic. Biol. Conserv
- Hendrickson, J.A. 1981. Community-wide character displacement reexamined. Evolution 35, 794-810.
- Hennig, W. 1966. Phylogenetic Systematic. Univ. Illinois Press.
- Hennig, W. 1975. "Cladistic analysis or cladistic classification?" A reply to Ernst Mayr. Syst. Zool. 24, 244-256.
- Henry, Cl. 1979. Écologie d'une Communauté de Passereaux paludicoles. Thèse Etat, Univ. d'Orléans.
- Herrera, C.M. 1984a. A study of avian frugivores, bird-dispersed plants, and their interaction in Mediterranean scrublands. Ecol. Monoqr. 54, 1-23.
- Herrera, C.M. 1984b. Adaptation to frugivory of Mediterranean avian seed dispersers. Ecology 65, 609-617.
- Herrera, C.M. and Jordano, P. 1981. Prunus mahaleb and birds: the high efficiency seed dispersal system of a temperate fruiting tree. Ecol. Monoqr. 51, 203-218.
- Heulin, B. 1984. Contribution à l'étude de la biologie des populations de Lacerta vivipara: stratégies démographiques et utilisation de l'espace dans une population du massif forestier de Paimpont. Thèse 3<sup>e</sup> cycle, Univ. de Rennes.
- Higuchi, H. 1976a. Comparative study on the breeding of Mainland and Island subspecies of the Varied Tit, Parus varius. Iori 25, 11-20.
- Higuchi, H. 1976b. Ecological significance of the larger body size in an island subspecies of the varied tit Parus varius. Proc. Jap. Soc. Syst. Zool. 12, 78-86.
- Hill, M.O. 1973. Reciprocal averaging: an eigenvector method of ordination. J. Ecol. 61, 237-249.
- Holling, C.S. 1959. The components of predation as revealed by a study of small mammal predation of the European pine sawfly. Can. Entom. 91, 293-320.
- Holling, C.S. 1973. Resilience and stability of ecological systems. Ann. Rev. Ecol. Syst. 4, 1-23.
- Holt, R.D. 1984. Spatial heterogeneity, indirect interactions, and the coexistence of prey species. Am. Nat. 124, 377-406.
- Horn, H.S. 1968. The adaptive significance of colonial nesting in the Brewer's blackbird (Euphagus cyanocephalus). Ecology 49, 682-694.
- Horn, H.S. 1971. The adaptive Geometry of Trees. Princeton Univ. Press, Princeton, N.J.
- Horn, H.S. 1974. The ecology of secondary successions. Ann. Rev. Ecol. Syst. 5, 25-37.
- Horn, H.S. 1976. Succession. Pages 187-204 in R.H. May (ed.). Theoretical Ecology. Principles and Applications. Saunders, Philadelphia.
- Horn, H.S. and MacArthur, R.H. 1972. Competition among fugitive species in a harlequin environment. Ecology 53, 749-752.
- Howe, H.F. 1977. Bird activity and seed dispersal of a tropical wet forest tree. Ecology 58, 539-550.
- Howe, H.F. 1979. Fear and frugivory. Am. Nat. 114, 925-931.
- Howe, H.F. and Estabrook, G.F. 1977. On intraspecific competition for avian dispersers in tropical trees. Am. Nat. 111, 817-832.
- Howe, H.F. and Primack, R.B. 1975. Differential seed dispersal by birds of the tree Casearia nitida (Flacourtiaceae). Biotropica 7, 278-283.
- Howe, H.F. and Smallwood, J. 1982. Ecology of seed dispersal. Ann. Rev. Ecol. Syst. 13, 201-228.
- Hubbard, J.P. 1973. Avian evolution in the aridlands of North America. Living Bird 12, 155-196.
- Huffaker, C.B. 1958. Experimental studies on predation: dispersion factors and predator-prey oscillations. Hilgardia 27, 343-383.



- Hutchinson, G.E. 1957. Concluding remarks. Cold Spring Harbor Symposium Quant. Biol. 22, 415-427.
- Hutchinson, G.E. 1959. Homage to Santa Rosalia or why are there so many kinds of animals? Am. Nat. 93, 145-159.
- Hutchinson, G.E. 1968. When are species necessary? Pages 177-186 in R.C. Lewontin (ed.). Population Biology and Evolution. Syracuse Univ. Press, Syracuse, N.Y.
- Huxley, I.H. 1868. On the classification and distribution of the Alectoromorphae and Heteromorphae. Proc. Zool. Soc. London, 294-319.
- ILLIES, J. 1974. Introduction to Zoogeography. Macmillan, London.
- Isenmann, P. 1976-1977. L'essor démographique et spatial de la Mouette rieuse Larus ridibundus en Europe. L'Oiseau 46, 337-366 ; 47, 25-40.
- Isenmann, P. 1982. The influence of insularity on fecundity in tits (Aves, Paridae) in Corsica. Acta Oecologia/Oecol. gener. 3, 295-301.
- JAMES, F.C. 1971. Ordinations of habitat relationships among breeding birds. Wilson Bull. 83, 215-236.
- James, F.C. 1978. On understanding quantitative surveys of the vegetation. Am. Birds 32, 18-21.
- James, F.C., Johnston, R.F., Wamer, N.O., Niemi, G.J. and Boecklen, W.J. 1984. The Grinnellian niche of the Wood Thrush. Am. Nat. 124, 17-47.
- James, F.C. and Rathbun, S. 1981. Rarefaction, relative abundance and diversity of avian communities. Auk 98, 785-800.
- Janzen, D.H. 1973a. Sweep samples of tropical foliage insects: description of study sites, with data on species abundances and size distributions. Ecology 54, 659-680.
- Janzen, D.H. 1973b. Sweep samples of tropical foliage insects: effects of seasons, vegetation types, elevation, time of day, and insularity. Ecology 54, 681-702.
- Järvinen, O. 1979. Geographical gradients of stability in European land bird communities. Oecologia 38, 51-69.
- Järvinen, O. 1982. Conservation of endangered plant populations: single large or several small reserves? Oikos 38, 301-307.
- Jeannet, M. 1981. Les rongeurs du gisement acheuléen d'Orgnac 3 (Ardèche). Essai de paléécologie et chronostratigraphie. Bull. Soc. Linn. Lyon 50, 49-71.
- Jinks, J.L. and Broadhurst, P.L. 1963. Diallel analysis of litter size and body weight in rats. Heredity 18, 319-336.
- Johnson, N.K. 1963. Biosystematics of sibling species of flycatchers in the Empidonax hammondi-oberholseri-wrightii complex. Univ. Calif. publ. Zool. 66, 79-238.
- Johnson, N.K. 1972. Origin and differentiation of the avifauna of the Channel islands, California. Condor 74, 295-315.
- Johnson, N.K. 1975. Controls of number of bird species on montane islands in the Great Basin. Evolution 29, 545-574.
- KARR, J.R. 1982. Avian extinction on Barro Colorado island, Panama: a reassessment. Am. Nat. 119, 220-239.
- Karr, J.R. and James, F.C. 1975. Eco-morphological configurations and convergent evolution in species and communities. Pages 258-291 in M.L. Cody and J.M. Diamond (eds.). Ecology and Evolution of Communities. Harvard Univ. Press, Cambridge, Mass.
- Keast, A. 1958. The influence of ecology on variation in the mistletoe-bird (Dicaeum hirundinaceum). Emu 58, 195-206.
- Keast, A. 1961. Bird speciation on the Australian continent. Bull. Mus. Comp. Zool. 123, 305-495.
- Keast, A. 1968a. Evolution of mammals on Southern Continents. I. The Southern continents as backgrounds for mammalian evolution. Quart. Rev. Biol. 43, 225-233.
- Keast, A. 1968b. Competitive interactions and the evolution of ecological niches as illustrated by the Australian honeyeater genus Melithrepus (Meliphagidae). Evolution 22, 762-784.
- Keast, A. 1972. Continental drift and the biota of mammals on southern continents. in A. Keast, F.C. Erk and B. Glass (eds.). Evolution, Mammals and Southern Continents. State Univ. of New York Press, Albany.
- Keast, A. 1973. Contemporary biotas and the separation sequence of the southern continents. in D.H. Tarling and S.K. Runcorn (eds.). Implications of Continental Drift to the Earth Sciences. Vol. 1. Academic Press, New York.
- Keast, A. 1976. The origins of adaptive zone utilizations and adaptive radiations, as illustrated by the Australian Meliphagidae. Pages 71-82 in Proc. XVII Int. Orn. Congr. Australian Acad. Sci., Canberra.
- Kempf, Ch., Balestreri, A., Wotschikowsky, V. et Fernex, M. 1979. Chez nous, le Lynx? Mythes et Réalité. Les Guides Gesta, Paris.

- King, C.E. and Dawson, 1983 (eds.). Population Biology. Retrospect and Prospect. Columbia Univ. Press, Columbia, New York.
- Kitchener, D.J., Chapman, A., Dell, J., Muir, B.G. and Palmer, M. 1980. Lizard assemblage and reserve size and structure in the Western Australian wheatbelt - some implications for conservation. Biol. Cons. 17, 25-62.
- Klopfer, P.H. 1961. On the causes of tropical species diversity: niche overlap. Am. Nat. 95, 223-226.
- Kneitz, G. 1961. Zur Frage der Verteilung von Spechthöhlen und die Ausrichtung des Fluglochs. Waldhygiene 4, 80-120.
- Kotler, B.D. 1984. Risk of predation and the structure of desert rodent communities. Ecology 65, 689-701.
- Krebs, J.R. 1971. Territory and breeding density in the great tit, Parus major. Ecology 52, 2-22.
- Kuhn, T.S. 1970. The Structure of Scientific Revolutions. Univ. Chicago Press, Chicago.
- Kuhnoltz-Lordat, G. 1938. La Terre incendiée, Essai d'Agronomie comparée. Lechevallier, Paris.
- LACEY, E.P., Real, L., Antonovics, J. and Heckel, D.G. 1983. Variance models in the study of life histories. Am. Nat. 122, 114-131.
- Lack, D. 1947. Darwin's Finches. Cambridge Univ. Press, London and New York.
- Lack, D. 1950. The breeding seasons of European birds. Ibis 92, 288-316.
- Lack, D. 1954. The Natural Regulation of Animal Numbers. Oxford.
- Lack, D. 1965. Evolutionary Ecology. J. Ecol. 53, 237-245.
- Lack, D. 1966. Population Studies of Birds. Oxford.
- Lack, D. 1968. Ecological Adaptations for Breeding in Birds. Methuen, London.
- Lack, D. 1969a. The numbers of bird species on islands. Bird Study 16, 193-209.
- Lack, D. 1969b. Population changes in the land birds of small islands. J. Anim. Ecol. 38, 211-218.
- Lack, D. 1971. Ecological Isolation in Birds. Oxford.
- Lack, D. 1976. Island Biology illustrated by the land Birds of Jamaica. Blackwell, Oxford.
- Lambrech, K. 1933. Handbuch der Palaeornithologie. Berlin.
- Lamotte, M. (ed.). 1985. Fondements rationnels de l'Aménagement d'un Territoire. Masson, Paris.
- Lanyon 1966. Hybridization in meadowlarks. Bull. Am. Mus. Nat. Hist. 134, 1-25.
- Lawlor, T.E. 1982. The evolution of body size in mammals: evidence from insular populations in Mexico. Am. Nat. 119, 54-72.
- Lebreton, J.-D. 1981. Contribution à la dynamique des populations d'oiseaux. Modèles mathématiques en temps discret. Thèse Etat, Univ. Claude Bernard, Lyon.
- Lebreton, J.-D., Chessel, D. et M'Hamdi, A. 1985. Mesures symétriques d'amplitude d'habitat et de diversité dans un tableau espèces-relevés: cas d'un plan factoriel. C.R. Acad. Sci. Paris, sous presse.
- Lebreton, Ph. (ed.). 1977. Atlas ornithologique Rhone-Alpes. CORA et Ministère de la Qualité de la vie.
- Lebreton, Ph., Tournier, H. et Lebreton, J.-D. 1976. Recherches d'ordre quantitatif sur les oiseaux forestiers de la Vanoise. Trav. Sci. Parc Nat. Vanoise 7, 163-243.
- Leclercq, B. 1977. Étude phénologique des paramètres de la reproduction des Mésanges en futaie de chênes. Rev. Ecol. (Terre et Vie) 31, 599-619.
- Legendre, L. et Legendre, P. 1979. Écologie numérique. 2 vol. Masson, Paris.
- Le Houérou, H.-N. 1980. L'impact de l'homme et de ses animaux sur la forêt méditerranéenne. Forêt Méditerranéenne 2, 31-44 ; 155-174.
- Lemée, G. 1967. Précis de Biogéographie. Masson, Paris.
- Lepart, J. et Escarré, J. 1983. La succession végétale, mécanismes et modèles: analyse bibliographique. Bull. Ecol. 14, 133-178.
- Levene, H. 1953. Genetic equilibrium when more than one ecological niche is available. Am. Nat. 87, 331-333.
- Levin, S.A. 1970. Community equilibria and stability and an extension of the competitive exclusion principle. Am. Nat. 104, 413-423.
- Levin, S.A. 1976. Population dynamics models in heterogeneous environments. Ann. Rev. Ecol. Syst. 7, 287-310.
- Levins, R. 1968. Evolution in changing Environments. Princeton Univ. Press, Princeton, N.J.
- Levins, R. 1970. Extinction. Pages 77-107 in M. Gertenhaber, (ed.). Some mathematical Questions in Biology. Lectures on Mathematics in the life Sciences. Vol. 2, Amer. Mathem. Soc., Providence, R.I.
- Levins, R. and MacArthur, R.H. 1966. The maintenance of genetic polymorphism in a spatially heterogeneous environment: Variations on a theme by Howard Levene. Am. Nat. 100, 585-589.

- Lewontin, R. 1966. On the measurement of relative variability. Syst. Zool. 15, 141-142.
- Lewontin, R. 1974. The Genetic Basis of Evolutionary Change. Syracuse.
- Löhrl, H. 1961. Vergleichende studien über Brutbiologie und Verhalten der Kleiber Sitta whiteheadi Sharpe und Sitta canadensis L. Teil II. J. Orn. 102, 111-132.
- Löhrl, H. 1977. Die Tannenmeise, Parus ater. Wittenberg/Lutherstadt, 112 pp.
- Lomnicki, A. 1980. Regulation of population density due to individual difference and patchy environment. Oikos 35, 185-193.
- Long, G. 1974. Diagnostic phyto-écologique et Aménagement du Territoire. 2 vol. Masson, Paris.
- Lorimer, C.G. 1977. The presettlement forest and natural disturbance cycle of northeastern Maine. Ecology 58, 139-148.
- Loucks, O.L. 1970. Evolution of diversity, efficiency and community stability. Am. Zool. 10, 17-25.
- Lynch, J.F. 1979. The amphibians of the lowland tropical forests. Pages 189-215 in W.E. Dullwan (ed.). The South American Herpetofauna: its Origin, Evolution and Dispersal. Lawrence, Mus. Nat. Hist., Univ. of Kansas.
- Lynch, J.F. and Johnson, N.K. 1974. Turnover and equilibria in insular avifaunas, with special reference to the California Channel Islands. Condor 76, 370-384.
- MacARTHUR, R.H. 1958. Population ecology of some warblers of Northeastern coniferous forests. Ecology 39, 599-619.
- MacArthur, R.H. 1962. Some generalized theorems of natural selection. Proc. Natl. Acad. Sci. USA 48, 1893-1897.
- MacArthur, R.H. 1964. Environmental factors affecting bird species diversity. Am. Nat. 98, 387-398.
- MacArthur, R.H. 1968. The theory of the niche. Pages 159-176 in R.C. Lewontin, (ed.). Population Biology and Evolution. Syracuse University Press, Syracuse, N.Y.
- MacArthur, R.H. 1971. Patterns of terrestrial bird communities. Pages 189-221 in D.S. Farner and J.R. King, (eds.). Avian Biology, vol. 1 Academic Press, New York.
- MacArthur, R.H. 1972a. Coexistence of species. Pages 253-259 in J. Behnke (ed.). Challenging Biological Problems. Oxford Univ. Press, New York.
- MacArthur, R.H. 1972b. Geographical Ecology. Harper and Row, New York.
- MacArthur, R.H., Karr, J.R. and Diamond, J.M. 1972. Density compensation in island faunas. Ecology 53, 330-342.
- MacArthur, R.H. and Levins, R. 1964. Competition, habitat selection, and character displacement in a patchy environment. Proc. Nat. Acad. Sci. USA 51, 1207-1210.
- MacArthur, R.H. and Levins, R. 1967. The limiting similarity, convergence and divergence of coexisting species. Amer. Nat. 101, 377-385.
- MacArthur, R.H. and MacArthur, J.W. 1961. On bird species diversity. Ecology 42, 594-598.
- MacArthur, R.H. and Pianka, E.R. 1966. On optimal use of a patchy environment. Am. Nat. 100, 603-609.
- MacArthur, R.H., Recher, H. and Cody, M.L. 1966. On the relation between habitat selection and species diversity. Am. Nat. 100, 319-332.
- MacArthur, R.H. and Wilson, E.O. 1963. An equilibrium theory of insular zoogeography. Evolution 17, 373-387.
- MacArthur, R.H. and Wilson, E.O. 1967. The theory of Island Biogeography. Princeton Univ. Press, Princeton, N.J.
- MacDiarmid, R.W., Ricklefs, R.E. and Foster, M.S. 1977. Dispersal of Stemmadenia donnell-smithii (Apocynaceae) by birds. Biotropica 9, 9-25.
- MacDonnell, M.J. and Stiles, E.W. 1983. The structural complexity of old field vegetation and the recruitment of bird-dispersed plant species. Oecologia 56, 109-116.
- MacDowell, P.M. 1978. Generalized tracks and dispersal in biogeography. Syst. Zool. 27, 88-105.
- MacKey, D. 1975. The ecology of coevolved seed dispersal systems. Pages 159-191 in L.E. Gilbert and P.H. Raven, (eds.). Coevolution of Animals and Plants. Univ. Of Texas Press, Austin.
- MacLeod, M.J., Hornbach, D.J., Guttman, S.I., Way, C.M. and Burry, A.J. 1981. Environmental heterogeneity, genetic polymorphism and reproductive strategies. Am. Nat. 118, 129-134.
- MacMurtrie, R. 1978. Persistence and stability of single-species and prey-predator systems in spatially heterogeneous environments. Math. Biosci. 39, 11-51.
- Margalef, R. 1968. Perspectives in Ecological Theory. Univ. of Chicago Press, Chicago.
- Martin, J.-L. 1982. L'infiltration des oiseaux forestiers dans les milieux buissonnants de Corse. Rev. Ecol. (Terre et Vie) 36, 397-419.
- Massa, B. 1982. Il gradiente faunistico nell'Italia peninsulare e nelle isole. Atti Soc. It. Sc. Civ. St. Nat. Milano 123, 353-374.



- May, R.M. 1973. Stability and Complexity in Model Ecosystems. Princeton Univ. Press, Princeton, N.J.
- Maynard-Smith, J. 1970. Genetic polymorphism in a varied environment. Am. Nat. 104, 487-490.
- Mayr, E. 1942. Systematics and the Origin of Species. Columbia Univ. Press, New York.
- Mayr, E. 1946. History of the North American bird fauna. Wils. Bull. 58, 3-41.
- Mayr, E. 1951. Bearing of some biological data on geology. Bull. Geol. Soc. America 62, 537-546.
- Mayr, E. 1959. Trends in avian systematics. Ibis 101, 293-302.
- Mayr, E. 1963. Populations, Species and Evolution. Academic Press, New York.
- Mayr, E. 1965. What is a fauna? Zool. Jahrb. Syst. 92, 473-486.
- Mayr, E. 1972. Geography and ecology as faunal determinants. Proc. XV Int. Orn. Congr. The Hague, 551-561.
- Mayr, E. 1974. Populations, Espèces et Evolution. Hermann, Paris.
- Mayr, E. 1983. Introduction. Pages 1-21 in A.H. Brush and G.A. Clark (eds.). Perspectives in Ornithology. Cambridge Univ. Press, Cambridge.
- Mayr, E. et Short, L.L. 1970. Species taxa of North American birds. Nutt. Orn. Club, Pub. n°9, Cambridge, Mass.
- Medawar, P. 1969. Induction and Intuition in Scientific Thought. Methuen, London.
- Meise, W. 1975. Natürliche Bastardpopulationen und Speziationsprobleme bei Vögeln. Abh. Verh. naturwiss. Ver. Hamburg, N.F. 18/19, 187-254.
- Mengel, R.M. 1964. The probable history of species formation in some northern wood warblers (Parulidae). Living Bird 3, 9-43.
- Merriam, G. 1984. Connectivity: a fundamental ecological characteristic of landscape pattern. Pages 5-15 in J. Brandt, and P. Agger (eds.). Methodology in Landscape Research and Planning. Proc. 1st Int. Semin. Intern. Assoc. Landscape Ecol.
- Mertz, D. 1971. The mathematical demography of the California Condor population. Am. Nat. 105, 437-453.
- Michelland, D. 1982. Survie en milieu insulaire: quelle stratégie ? Le cas des Mésanges en Corse. Rev. Ecol (Terre et Vie) 36, 187-210.
- Mickevitch, M.F. and Johnson, M.S. 1976. Congruence between morphological and allozyme data in evolutionary inference and character evolution. Syst. Zool. 25, 260-270.
- Middleton, J.D. and Merriam, G. 1983. Distribution of woodland species in farmland woods. J. App. Ecol. 20, 625-644.
- Milewski, A.V. 1981. A comparison of reptile communities in relation to soil fertility in the Mediterranean and adjacent arid parts of Australia and Southern Africa. J. Biogeog. 8, 493-503.
- Miller, R.S. 1967. Pattern and process in competition. Pages 1-74 in J.B. Cragg (ed.). Adv. Ecol. Res. 4, Acad. Press, New York.
- Molinier, R. et Muller, P. 1938. La dissémination des espèces végétales. Rev. Gén. Bot. 50, 53-72 ; 152-169 ; 202-221 ; 541-546.
- Mooney, H.A. and Godron, M. 1983. Disturbance and Ecosystems. Ecol. Stud. 44. Springer-Verlag, Heidelberg, New York.
- Moore, N.W. and Hooper, M.D. 1975. On the number of bird species in british woods. Biol. Conserv. 8, 239-250.
- Moreau, R.E. 1954. The main vicissitudes of the European avifauna since the Pliocene. Ibis 96, 411-431.
- Moreau, R.E. 1955. Ecological changes in the Palaearctic region since the Pliocene. Proc. Zool. Soc. London 125, 253-295.
- Moreau, R.E. 1966a. The Bird Faunas of Africa and its Islands. Academic Press, New York.
- Moreau, R.E. 1966b. On estimates of the past numbers and of the average longevity of avian species. Auk 83, 403-415.
- Moreau, R.E. 1972. The Palaearctic-African Bird Migrations Systems. Academic Press, London and New York.
- Morony, J., Bock, W.J. and Farrand, J. 1975. Reference List of the Birds of the World. Opt. Orn. Am. Mus. Nat. Hist., New York.
- Morse, D.H. 1971. The insectivorous bird as an adaptive strategy. Ann. Rev. Ecol. Syst. 2, 177-200.
- Mourer-Chauviré, C. 1975. Les oiseaux du Pléistocène moyen et supérieur de France. Thèse d'Etat, Univ. Claude Bernard, Lyon.
- Mourer-Chauviré, C., Alcover, J.A., Moya, S. et Pons, J. 1980. Une nouvelle forme insulaire d'Effraie géante, Tyto balearica n. sp. (Aves, Strigiformes), du Plio-Pléistocène des Baléares. Geobios 13, 803-811.
- Moynihan, M. 1968. Social mimicry: character convergence versus character displacement. Evolution 22, 315-331.
- Mühlenberg, J. and Werres, W. 1983. Lebensraumverkleinerung und ihre für einzelne Tiergemeinschaften. Experimentelle Untersuchung of einer Wiesenfläche. Natur u. Landschaft 58, 43-50.

- Muntaner, J. 1980. Sur la colonisation récente de l'Ile de Minorque (Baléares) par la Fauvette pitchou. Alauda 48, 185-192.
- Murdoch, W.W. 1977. Stabilizing effects of spatial heterogeneity in predator prey systems. Theoret. Pop. Biol. 11, 252-273.
- Murdoch, W.W. and Oaten, A. 1975. Predation and population stability. Adv. Ecol. Res. 9, 1-131.
- Murray, B.G. 1971. The ecological consequences of interspecific territorial behavior in birds. Ecology 52, 414-423.
- NAHAL, I. 1962. Le Pin d'Alep (*Pinus halepensis* Mill.). Etude taxonomique, phytogéographique, écologique et sylvicole. Ann. Ec. Nat. Eaux et Forêts Rech. Exp. 19, 473-684.
- Nelson, G. 1974. Historical biogeography: an alternative formalization. Syst. Zool. 23, 555-558.
- Newton, I. 1967. The adaptive radiation and feeding ecology of some british finches. Ibis 109, 33-95.
- Nilsson, S.G., 1979. Effect of forest management on the breeding bird community in southern Sweden. Biol. Conserv. 16, 135-143.
- van Noordwijk, A.J., van Balen, J.H. and Scharloo, W. 1980. Heritability of ecologically important traits in the Great Tit. Ardea 68, 193-203.
- Nur, N. 1984. The consequences of brood size for breeding Blue Tit. I. Adult survival, weight change and the cost of reproduction. II. Nestling weight, offspring survival and optimal brood size. J. Anim. Ecol. 53, 479-496 ; 497-517.
- OATEN, A. 1977. Transit time and density dependent predation on a patchily distributed prey. Am. Nat. 111, 1061-1075.
- Odum, E.P. 1969. The strategy of ecosystem development. Science 164, 262-270.
- Odum, E.P. 1971. Fundamentals of Ecology. 3rd ed. Saunders, Philadelphia.
- Ødum, S. 1965. Germination of ancient seeds. Floristical observations and experiments with archaeologically dated soil samples. Dansk. Botanisk Arkiv. 24, 1-70.
- Ødum, S. 1969. De la présence de semences viables dans les décombres, des problèmes de datation et d'aspects écologiques. III Coll. sur la biologie des mauvaises herbes. ENSA Grignon, Paris.
- Øelke, H. 1980. The bird structure of the European spruce forest biome, as regarded from breeding bird censuses. Pages 201-209 in Øelke, H. (ed.). Proc. VI Int. Conf. Bird Census Work, Göttingen.
- Oldeman, R.A.A., 1974. L'architecture de la forêt guyanaise. Mém. ORSTOM 73. ORSTOM, Paris.
- Olson, S.L. 1982. A critique of Cracraft's classification of birds. Auk 99, 733-739.
- Opdam, P., van Dorp, D. and ter Braak, J.F. 1984. The effect of isolation on the number of woodland birds in small woods in the Netherlands. J. Biogeogr. 11, 473-478.
- Orians, G.H. and Horn, H.S. 1969. Overlap in foods and foraging of four species of blackbirds in the potholes of central Washington. Ecology 50, 930-938.
- Orians, G.H. and Willson, M.F. 1964. Interspecific territories of birds. Ecology 45, 736-745.
- Orsini, Ph. 1982. Facteurs régissant la répartition des souris en Europe: intérêt du modèle souris pour une approche des processus évolutifs. Thèse 3<sup>e</sup> cycle, USTL, Montpellier.
- Orsini, P., Bonhomme, F., Britton-Davidian, J., Croset, H., Gerasimov, S. et Thaler, L. 1983. Le complexe d'espèces du genre *Mus* en Europe centrale et orientale. II. Critères d'identification, répartition et caractéristiques écologiques. Z. Säugetierkunde 48, 86-95.
- PAGES, J.-M. 1984. Application de la notion de niveau de perception à l'étude des peuplements d'oiseaux palustres méditerranéens. Rev. Ecol., Terre et Vie 39, 297-336.
- Paine, R.T. 1966. Food web complexity and species diversity. Amer. Nat. 100, 65-75.
- Paine, R.T. 1969. The *Pisaster-Tegula* interactions: Prey patches, predator food preference, and intertidal community structure. Ecology 50, 950-961.
- Paludan, K. 1940. Contributions to the ornithology of Iran. Pages 11-54 in K. Jessen and R. Spärk (eds.). Danish Scientific Investigations in Iran, part II.
- Parker, S.A. 1984. The extinct Kangaroo Island Emu, a hitherto unrecognised species. Bull. British Orn. Club 104, 19-22.
- Parry, G.D. 1981. The meanings of *r*- and *K*-selection. Oecologia 48, 260-264.
- Parsons, A.J. 1976. Birds of Somerset Wood. Bird Study 23, 287-293.
- Pearson, D.L. 1977. A pantropical comparison of bird community structure on six lowland forest sites. Condor 79, 232-244.

- Pearson, O.P. 1966. The prey of carnivorous during one cycle of mouse abundance. J. Anim. Ecol. 35, 217-233.
- Pearson, O.P. 1971. Additional measurements of the impact of carnivorous on California voles (Microtus californicus). J. Mamm. 52, 41-49.
- Perrins, C.M. 1965. Population fluctuations and clutch-size in the Great Tit Parus major. J. Anim. Ecol. 34, 601-647.
- Perrins, C.M. 1979. British Tits. Collins, London.
- Perrins, C.M. and Jones, P.H. 1974. The inheritance of clutch-size in the great tit (Parus major). Condor 76, 225-229.
- Peterken, G.F. 1981. Woodland Conservation and Management. Chapman and Hall, London.
- Petrov, P., Dragoev, P. et Georgiev, Z.H. 1969. On the subspecies appartenance of the Rock Partridge in the eastern Rhodope. Gorskostopanska Nauka 5, 91-106.
- Philbrick, R.N. (ed.). 1967. Proceedings of the Symposium on the Biology of the California Islands. Santa Barbara Botanic Garden Ca.
- Pianka, E.R. 1966. Latitudinal gradients in species diversity: a review of concepts. Am. Nat. 100, 33-46.
- Pianka, E.R. 1970. On  $r$  and  $K$  selection. Amer. Nat. 100, 33-46.
- Pianka, E.R. 1972.  $r$  and  $K$  selection or  $b$  and  $d$  selection? Am. Nat. 105, 581-588.
- Pianka, E.R. 1973. The structure of lizard communities. Ann. Rev. Ecol. Syst. 4, 53-74.
- Pianka, E. 1974. Evolutionary Ecology. Harper and Row, New York.
- Pianka, E. 1975. Niche relations of desert lizards. Pages 292-314 in M.L. Cody and J.M. Diamond (eds.). Ecology and Evolution of Communities. Harvard Univ. Press, Cambridge, Mass.
- Pickett, S.T.A. 1976. Succession: an evolutionary interpretation. Am. Nat. 110, 107-119.
- Pickett, S.T.A. and Thompson, J.N. 1978. Patch dynamics and the design of Nature Reserves. Biol. Conserv. 13, 27-37.
- Pielou, E.C. 1977. Mathematical Ecology. 2d ed. Wiley, New York.
- Pielou, E.C. 1979. Biogeography. Wiley, New York.
- van der Pijl, 1972 (2nd ed.). Principles of Dispersal in Higher Plants. Springer-Verlag, New York.
- Pilorge, Th. 1982. Ration alimentaire et bilan énergétique individuel dans une population de montagne de Lacerta vivipara. J. Canad. Zool. 60, 1945-1950.
- Pilorge, T., Xavier, F., et Barbault, R. 1983. Variations in litter size and reproductive effort within and between some populations of Lacerta vivipara. Holarctic Ecology 6, 381-386.
- Poitevin, F. 1984. Biogéographie et écologie des Crocidures méditerranéennes (Insectivores, Soricidés) Crocidura russula (Hermann, 1780) et Crocidura suaveolens (Pallas, 1811). Importance de la compétition interspécifique dans la compréhension de leurs distributions. Thèse, U.S.T.L., Montpellier.
- Pons, A. 1981. The history of the Mediterranean shrublands. Pages 131-138 in F. di Castri, Goodall and Specht (eds.). Maquis and Chaparrals, coll. Ecosystems of the World. Elsevier, Amsterdam.
- Pons, A. 1984. Les changements de la végétation de la région méditerranéenne durant le Pliocène et le Quaternaire en relation avec l'histoire du climat et l'action de l'homme. Webbia 38, 427-439.
- Pons, A. et Quézel, P. (eds.). 1980. La mise en place, l'évolution et la caractérisation de la flore et de la végétation méditerranéennes. Naturalia Monspelienis, Montpellier.
- Pons, A., Toni, Cl. et Triat-Laval, H. 1979. Edification de la Camargue et histoire holocène de sa végétation. Terre et Vie supp. 2, 13-20.
- Poplin, F., Mourer-Chauviré, C. et Evin, J. 1983. Position systématique et datation de Sylviornis neocaledoniae, Mégapode géant (Aves, Galliformes, Megapodiidae) éteint de Nouvelle Calédonie. C.R. Acad. Sci. Paris 297, Sér. II, 301-304.
- Popper, K.R. 1973 (1978). La Logique de la Découverte Scientifique. Payot, Paris.
- Power, D.M. 1972. Numbers of bird species on the California Islands. Evolution 26, 451-463.
- Prance, G.T. 1973. Phytogeographic support for the theory of Pleistocene refugia in the Amazon basin, based on evidence from distribution patterns in Caryocaraceae, Chrysobalanaceae, Dichapetalaceae, and Lecythidaceae. Acta Amazonica 3, 5-28.
- Prance, G.T. 1978. The origin and evolution of the Amazon flora. Interciencia 3, 207-222.
- Prance, G.T., 1981. Discussion. Pages 395-405 in G. Nelson and D.E. Rosen, (eds.). Vicariance Biogeography: a critique. Columbia Univ. Press, New York.
- Prance, G.T. 1982. The Biological Model of Diversification in the Tropics. Columbia Univ. Press, New York.
- Pratt, T.K. and Stiles, E. 1983. How long fruit-eating birds stay in the plants where they feed: implications for seed dispersal. Am. Nat. 122, 797-805.



- Pregill, G.K. and Olson, S.L. 1981. Zoogeography of West Indian vertebrates in relation to Pleistocene climatic cycles. Ann. Rev. Ecol. Syst. **12**, 75-98.
- Preston, F.W. 1962. The canonical distribution of commonness and rarity. Ecology **43**, 185-215 ; 410-432.
- Price, P.W., Slobodchikoff, C.N. and Gaud, S.W. (eds.). 1984. A New Ecology: Novel Approaches to interactive Systems. J. Wiley, New York.
- Prodon, R. and Lebreton, J.-D. 1981. Breeding avifauna of a Mediterranean succession: the Holm Oak and Cork Oak series in the eastern Pyrénées. I. Analysis and modelling of the structure gradient. Oikos **37**, 21-38.
- QUEZEL, P. 1979. "Matorrals" méditerranéens et "chaparrals" californiens. Quelques aspects comparatifs de leur dynamique, de leurs structures et de leur signification écologique. Ann. Sci. Forest. **36**, 1-12.
- Quézel, P. (ed.) 1982. Définition et localisation des écosystèmes méditerranéens terrestres. Ecologia Mediterranea **8**.
- RAGE, J.-C. 1972. Les amphibiens et les reptiles du gisement des abîmes de la Fage. Nouv. Arch. Mus. Hist. Nat. Lyon **10**, 79-90.
- Ralph, C.J. and Scott, J.M. (eds.). 1981. Estimating Numbers of terrestrial Birds. Stud. Avian Biol. N°6.
- Raven, P.H. and Axelrod, D.I. 1974. Angiosperm biogeography and past continental movements. Ann. Miss. Bot. Gard. **61**, 539-673.
- Reddingius, J. and den Boer, P.J. 1970. Simulation experiments illustrating stabilization of animal numbers by spreading of risk. Oecologia **5**, 240-284.
- Reille, M. 1975. Contribution pollenanalytique à l'histoire holocène de la végétation de la montagne Corse. Thèse Fac. Sci. Aix-Marseille III.
- Reille, M. 1984. Origine de la végétation actuelle de la Corse sud-orientale; analyse pollinique de cinq marais côtiers. Pollen et Spores **26**, 43-60.
- Renault-Miskovsky, J. 1981. Etude palynologique du remplissage de la Caune de l'Arago à Tautavel. Signification chronologique, paléoclimatique et paléoethnographique des flores. Pages 253-258 in Datations absolues et analyses isotopiques en préhistoire. Méthodes et limites. Datation du remplissage de la Caune de l'Arago à Tautavel. Coll. Intern. CNRS, Paris.
- Reznick, D.S. 1982. The impact of predation on life history evolution in Trinidadian guppies: genetic basis of observed life history patterns. Evolution **36**, 1236-1250.
- Reznick, D.S. and Endler, J.A. 1982. The impact of predation on life history evolution in Trinidadian guppies (*Poecilia reticulata*). Evolution **36**, 160-177.
- Ribaut, J.P. 1964. Dynamique d'une population de Merles noirs *Turdus merula*. Rev. Suisse de Zool. **71**, 815-902.
- Richter-Dyn, N. et Goel, N.S. 1972. On the extinction of a colonizing species. Theor. Popul. Biol. **3**, 406-433.
- Ricklefs, R.E. 1977. A note on the evolution of clutch-size in altricial birds. Pages 193-214 in B. Stonehouse and C.M. Perrins (eds.). Evolutionary Ecology. MacMillan, London.
- Ricklefs, R.E. 1980. Geographical variation in clutch-size among passerine birds: Ashmole's hypothesis. Auk **97**, 38-49.
- Ricklefs, R.E. and Cox, G.W. 1972. Taxon cycles in the West Indian avifauna. Am. Nat. **106**, 195-219.
- Ricklefs, R.E. and Travis, J. 1980. A morphological approach to the study of avian community organization. Auk **97**, 321-338.
- Ridley, H.N. 1930. The Dispersal of Plants throughout the World. L. Reeve and Co., Ashford, Great Britain.
- Riera, B. 1983. Chablis et cicatrization en forêt guyanaise. Thèse 3<sup>e</sup> cycle, Univ. Toulouse.
- Robbins, C.S. 1979. Effect of forest fragmentation on bird populations. USDA Forest Service, General Technical report NC-51, 198-212.
- Roff, D. 1974. Spatial heterogeneity and the persistence of populations. Oecologia **15**, 245-258.
- Root, R.B. 1967. The niche exploitation pattern of the blue-gray gnatcatcher. Ecol. Monogr. **37**, 317-319 ; 331-349.
- Rosen, D.E. 1975. A vicariance model of Caribbean biogeography. Syst. Zool. **24**, 431-464.
- Rosen, D.E. 1978. Vicariant patterns and historical explanation in biogeography. Syst. Zool. **27**, 159-188.
- Rosenzweig, M.L. 1974. On the evolution of habitat selection. Proc. 1st Int. Congr. Ecol. **1**, 401-404.
- Rosenzweig, M.L. and Winakur, J. 1969. Population ecology of desert rodent communities: habitats and environmental complexity. Ecology **50**, 558-572.

- Roth, V.L. 1981. Constancy in the size ratios of sympatric species. Am. Nat. **118**, 394-404.
- Roughgarden, J. 1971. Density-dependent natural selection. Ecology **52**, 453-469.
- Roughgarden, J. 1972. Evolution of niche width. Am. Nat. **106**, 683-718.
- Roughgarden, J. 1974. Niche width: biogeographic patterns among Anolis lizard populations. Am. Nat. **108**, 429-442.
- Roughgarden, J. 1978. Influence of competition on patchiness in a random environment. Theor. Popul. Biol. **14**, 185-203.
- Roughgarden, J. 1979. Theory of Population Genetics and Evolutionary Ecology: an Introduction. MacMillan, New York.
- Roughgarden, J. 1983. Competition and theory in community ecology. Am. Nat. **122**, 583-601.
- Roughgarden, J. and Feldman, M. 1975. Species packing and predation pressure. Ecology **56**, 489-492.
- Roughgarden, J., Heckel, D. and Fuentes, E.R. 1983. Coevolutionary theory and biogeography and community structure of Anolis. Pages 371-410 in R.B. Huey, E.R. Pianka and T.W. Schoener (eds.). Lizard Ecology. Studies of a Model Organism. Harvard Univ. Press, Mass.
- SALOMONSEN, F.** 1950. The immigration and breeding of the Fieldfare (Turdus pilaris L.) in Greenland. Proc. Xth Int. Orn. Congr., Uppsala, 515-526.
- de Schauensee, R.M. 1966. The species of birds of South America and their Distribution. Livingston Pub. Co., Narberth, Pennsylvania.
- Schenk, H. 1976. Analisi della situazione faunistica in Sardegna. Ucelli e Mammiferi. S.O.S. Fauna, Animali in pericolo in Italia. WWF ed., Camerino, pp. 465-556.
- Schluter, D., Price, T.D. and Grant, P.R. 1985. Ecological character displacement in Darwin's Finches. Science **227**, 1056-1059.
- Schodde, R. 1981. Bird communities of the Australian Mallee: composition, derivation, distribution, structure and seasonal cycles. Pages 387-415 in F. di Castri, D.W. Goodall, and R.L. Specht (eds.). Mediterranean-type Shrublands. Elsevier, Amsterdam.
- Schoener, T.W. 1982. The controversy over interspecific competition. Am. Sci. **70**, 586-595.
- Schoener, T.W. 1983a. Field experiments on interspecific competition. Am. Nat. **122**, 240-285.
- Schoener, T.W. 1983b. Resource partitioning. In D. Anderson and J. Kikkawa (eds.). Community Ecology - Pattern and Process. Blackwell Scientific, Oxford.
- Schroder, G.D. and Rosenzweig, M.L. 1975. Perturbation analysis of competition and overlap in habitat utilization between Dipodomys ordii and Dipodomys merriami. Oecologia **19**, 9-28.
- Schwartz, E. and Schwartz, H.K. 1945. The wild and commensal stocks of the House mouse, Mus musculus L. J. Mamm. **24**, 59-72.
- Sclater, P.L. 1858. On the general geographical distribution of the members of the class Aves. Zool. J. Linn. Soc. **2**, 130-145.
- Seib, R.L. 1980. Baja California: a peninsula for rodents but not for reptiles. Am. Nat. **115**, 613-620.
- Selander, R.K. 1966. Sexual dimorphism and differential niche utilization in birds. Condor **68**, 113-151.
- Selander, R.K. 1971. Systematics and speciation in birds. Pages 57-147 in D.S. Farner and J.R. King, (eds.). Avian Biology, vol 1 Academic Press, New York.
- Selander, R.K., Hunt, W.G. and Young, S.H. 1969. Protein polymorphism and genic heterozygosity in two European subspecies of the house mouse (Mus musculus). Evolution **23**, 379-390.
- Shaffer, M.L. 1981. Minimum population sizes for species conservation. Bioscience **31**, 131-134.
- Shaffer, M.L. and Samson, F.B. 1985. Population size and extinction: a note on determining critical population sizes. Am. Nat. **125**, 144-152.
- Sheppard, D.H. 1971. Competition between two chipmunk species (Eutamias). Ecology **52**, 320-329.
- Sheppard, D.H., Klopfer, P.H. and Delke, H. 1968. Habitat selection: differences in stereotypy between insular and continental birds. Wilson Bull. **80**, 452-457.
- Short, L.L. 1965. Hybridization in the flickers (Colaptes) of North America. Bull. Amer. Mus. Nat. Hist. **129**, 307-428.
- Sibley, C.G. and Ahlquist, J.E. 1981. The phylogeny and relationships of the ratite birds as indicated by DNA-DNA hybridization. Pages 301-335 in G.C.E. Scudder and J.R. Reveal (eds.). Evolution today, Proc. Second Int. Congr. Syst. Evol. Biol. Pittsburgh.
- Sibley, C.G. and Ahlquist, J.E. 1983. Phylogeny and classification of birds based

- on the data of DNA x DNA hybridization. Pages 245-292 in F. Johnston, (ed.) Current Ornithology 1, Plenum, New York.
- Simberloff, D.S. 1970. Taxonomic diversity of island biotas. Evolution 24, 22-47.
- Simberloff, D.S. 1974. Equilibrium theory of island biogeography and ecology. Ann. Rev. Ecol. Syst. 5, 161-182.
- Simberloff, D.S. 1976. Species turnover and equilibrium island biogeography. Science 194, 572-578.
- Simberloff, D.S. 1978. Using island biogeography distributions to determine if colonization is stochastic. Am. Nat. 112, 713-726.
- Simberloff, D.S. 1980a. Dynamic equilibrium island biogeography: the second stage. Proc. Ornithol. Congr., Berlin, 1289-1295.
- Simberloff, D.S. 1980b. A succession of paradigms in ecology: Essentialism to materialism to probabilism. Synthese 43, 3-39.
- Simberloff, D.S. 1982. The status of competition theory in ecology. Ann. Zool. Fennici 19, 241-253.
- Simberloff, D.S. 1983. Biogeography: the unification and maturation of a science. Pages 411-455 in A.H. Brush and G.A. Clark, Jr. (eds.). Perspectives in Ornithology. Cambridge Univ. Press, Cambridge, Mass.
- Simberloff, D.S. and Abele, L.G. 1976. Island biogeography theory and conservation practice. Science 191, 285-287.
- Simberloff, D. and Abele, L.G. 1982. Refuge design and island biogeographic theory: effects of fragmentation. Am. Nat. 120, 41-50.
- Simberloff, D.S. and Connor, E.F. 1981. Missing species combinations. Am. Nat. 118, 215-239.
- Simberloff, D.S., Heck, K.L., McCoy, E.D. and Connor, E.F. 1981. There have been no statistical tests of cladistic biogeographical hypotheses. Pages 40-63 in G. Nelson and D.E. Rosen (eds.). Vicariance Biogeography: a Critique. Columbia Univ. Press, New York.
- Simberloff, D.S. and Wilson, E.O. 1970. Experimental zoogeography of islands. A two year record of colonization. Ecology 51, 934-937.
- Simms, E. 1971. Woodland Birds. London.
- Simpson, B.B. 1971. Pleistocene changes in the fauna and flora of South America. Science 173, 771-779.
- Simpson, B.B. and Haffer, J. 1978. Speciation patterns in the Amazonian forest biotas. Ann. Rev. Ecol. Syst. 9, 497-518.
- Simpson, G.G. 1940. Mammals and land bridges. J. Wash. Acad. Sci. 30, 137-163.
- Simpson, G.G. 1944. Tempo and Mode in Evolution. Columbia Univ. Press, New York.
- Simpson, G.G. 1961. Principles of Animal Taxonomy. Columbia Univ. Press, New York.
- Simpson, G.G. 1964. Species density of North American mammals. Syst. Zool. 12, 57-73.
- Simpson, G.G. 1969. The first three billion years of community evolution. In G.M. Woodwell and H.H. Smith (eds.). Diversity and Stability in Ecological Systems. Brookhaven National Lab, U.S. Atomic Energy Commission, Brookhaven.
- Skutch, A.F. 1949. Do tropical birds raise as many young as they can nourish? Ibis 91, 430-455.
- Snow, D.W. 1971. Evolutionary aspects of fruit-eating by birds. Ibis 113, 194-202.
- Snow, D.W. 1976. The Web of Adaptation. Bird studies in the American Tropics. Collins, London.
- Soc. Fr. Et. Protect. Mammif. 1984. Atlas des Mammifères de France. Secrétariat Faune Flore, Minist. Environnement, Mus. Nat. Hist. Nat.
- Solomon, M.E. 1949. The natural control of animal populations. J. Anim. Ecol. 18, 1-35.
- Sorensen, A.E. 1981. Interactions between birds and fruit in a temperate woodland. Oecologia 50, 242-249.
- Soulé, M.E. 1972. Phenetics of natural populations. III. Variation in insular populations of a lizard. Am. Nat. 106, 429-446.
- Soulé, M.E. and Wilcox, B.A. 1980. Conservation Biology. Sinauer, Sunderland, Mass.
- Sousa, W.P. 1984. The role of disturbance in natural communities. Ann. Rev. Ecol. Syst. 15, 353-391.
- Southwood, T.R.E. 1976. Bionomic strategies and population parameters. Pages 26-48 in R.M. May (ed.). Theoretical Ecology, Principles and Applications. Blackwell, Oxford.
- Spitz, F. et Le Louarn, H. 1978. La Hêtraie naturelle de Fontainebleau. Pages 102-110 in F. Bourlière et M. Lamotte (eds.). Problèmes d'Ecologie : Ecosystèmes terrestres. Masson, Paris.
- Stanley, S.M. 1975. A theory of evolution above the species level. Proc. Nat. Acad. Sci. U.S. 72, 646-650.
- States, J.B. 1976. Local adaptations in chipmunk (*Eutamias amoenus*) populations and evolutionary potential at species' borders. Ecol. Monogr. 46, 221-256.



- Stearns, S.C. 1976. Life history tactics : a review of the ideas. Quart. Rev. Biol. 51, 3-47.
- Stearns, S.C. 1977. The evolution of life history traits : a critique of the theory and a review of the data. Ann. Rev. Ecol. Syst. 8, 145-171.
- Stearns, S.C. 1980. A new view of life history evolution. Oikos 35, 266-281.
- Stearns, S.C. 1982. Reply to Etges. Oikos 38, 122-124.
- Stearns, S.C. 1983. Introduction to the symposium: The interface of life-history Evolution, whole organism ontogeny, and quantitative genetics. Amer. Zool. 23, 3-4.
- Stearns, S.C. 1984. The effects of size and phylogeny in patterns of covariance in the life history traits of lizards and snakes. Am. Nat. 123, 56-72.
- Stebbins, G.L. 1974. Flowering Plants. Evolution above the Species Level. Belknap Press, Cambridge, Mass.
- Stegmann, B. 1938. Principes généraux des subdivisions ornithogéographiques de la région Paléarctique. Pages 1-156 in Faune de l'URSS. Vol. I. Academy of Sciences, USSR.
- Stenseth, N.C. 1977. The importance of spatio-temporal heterogeneity for the population dynamics of rodents: towards a theoretical foundation of rodent control. Oikos 29, 545-552.
- Stenseth, N.C. and Hansson, L. 1981. The importance of population dynamics in heterogeneous landscapes: management of vertebrate pests and some other animals. Agro-Ecosystems 7, 187-211.
- Stiles, E.W. 1980. Patterns of fruit presentation and seed dispersal in bird disseminated woody plants in the eastern deciduous forests. Am. Nat. 116, 670-688.
- Stresemann, E., L.A. Portenko, and E.V. Vietinghoff-Scheel. 1967. Oenanthe hispanica (Linnaeus) und Oenanthe pleschanka (Lepechin). in E. Stresemann, L.A. Portenko und G. Mausberger (eds.). Atlas der Verbreitung Palaearctischer Vögel. Lief. 2. Akademie Verlag, Berlin.
- Strong, D.R. 1983. Natural variability and the manifold mechanisms of ecological communities. Am. Nat. 122, 636-660.
- Strong, D.R., Simberloff, D., Abele, L.G. and Thistle (eds.). 1983. Ecological Communities: Conceptual issues and the Evidence. Princeton Univ. Press, Princeton, N.J.
- Strong, D.R., Szyska, L. and Simberloff, D. 1979. Tests of community-wide character displacement against null hypotheses. Evolution 33, 897-913.
- Sultana, J., Gauci, C. and Beanman, M. 1975. A Guide to the Birds of Malta. Malta Ornithol. Soc., Malta.
- Svårdson, G. 1949. Competition and habitat selection in birds. Oikos 1, 157-174.
- Swanberg, P.O. 1951. Food storage, territoriality and song in the thick-billed nutcracker (Nucifraga caryocatactes). Proc. X. Intern. Orn. Congr., Uppsala, 588-591.
- Swingland, I.R. and Greenwood, P.J. (eds.) 1983. The Ecology of Animal Movement. Clarendon Press, Oxford.
- TAYLOR, R.J. and Regal, P.J. 1978. The peninsula effect on species diversity and the biogeography of Baja California. Amer. Nat. 112, 583-593.
- Terborgh, J.W. 1973. Chance, habitat and dispersal in the distribution of birds in the West Indies. Evolution 27, 338-349.
- Terborgh, J.W. 1974. Preservation of natural diversity: the problem of extinction prone species. Bioscience 24, 715-722.
- Terborgh, J.W. 1975. Faunal equilibria and the design of wildlife preserves. Pages 369-380 in Trends in Tropical Ecology. Acad. Press, New York.
- Terborgh, J.W. 1976. Island biogeography and conservation: strategy and limitations. Science 193, 1029-1030.
- Terborgh, J.W. and Faaborg, J. 1980. Saturation of bird communities in the west Indies. Am. Nat. 116, 178-195.
- Thaler, L. 1973. Nanisme et gigantisme insulaire. La Recherche 37, 741-750.
- Thaler, L. 1983. Image paléontologique et contenu biologique des lignées évolutives. Pages 327-335 in J. Chaline (ed.). Modalités et Rythmes de l'Evolution. CNRS, Paris.
- Thaler, L., Bonhomme, F. et Britton-Davidian, J. 1981a. Process of speciation and semi-speciation in the house mouse. Symp. Zool. Soc. London 47, 27-41.
- Thaler, L., Bonhomme, F., Britton-Davidian, J. et Hamar, M. 1981b. The house mouse complex of species: sympatric occurrence of biochemical groups Mus 2 and Mus 4 in Rumania. Z. Säugetierkunde 46, 169-173.
- Thibault, J.-Cl. 1983. Les Oiseaux de la Corse. Parc Nat. Région. Corse, Ajaccio.
- Thielcke, G. 1962. Versuche mit Klangattrappen zur Klärung der Verwandtschaft der Baumläufer Certhia familiaris L., C. Brachydactyla Brehm und C. americana Bonaparte. J. Orn. 103, 266-271.

- Thinon, M. 1978. La pédoanthracologie : une nouvelle méthode d'analyse phytochronologique depuis le Néolithique. C.R. Acad. Sci. Paris 287, 1203-1206.
- Thomson, A.L. (ed.). 1964. A New Dictionary of Birds. Nelson, London.
- Thompson, J.N. and Willson, M.J. 1978. Evolution of temperate fruit/bird interactions: phenological strategies. Evolution 33, 973-982.
- Tilman, D. 1982. Resource Competition and Community Structure. Princeton Univ. Press, Princeton, N.J.
- Tinkle, D.W. 1972. The dynamics of a Utah population of Sceloporus undulatus. Herpetologica 28, 351-359.
- Tintant, H. 1983. Cent ans après Darwin, continuité ou discontinuité dans l'évolution. Pages 25-37 in J. Chaline (ed.). Modalités et Rythmes de l'Evolution. CNRS, Paris.
- Tomialojc, L. and Profus, P. 1977. Comparative analysis of breeding bird communities in two parks of Wrocław and in adjacent Quercus-Carpinetum forests. Acta Orn. 16, 117-177.
- Tomialojc, L., Wesolowski, T. and Walankiewicz, W. 1984. Breeding bird community of a primeval temperate forest (Białowieża National Park, Poland). Acta Ornithologica 20, 241-310.
- Touzet, G. 1983. Les chablis des 6-7-8 novembre 1982 dans le massif central. C.R. Acad. Agricult. France 69 n° 10, 722-732.
- Trabaud, L. 1980. Impact biologique et écologique des feux de végétation sur l'organisation, la structure et l'évolution de la végétation des zones de garrigues du Bas-Languedoc. Thèse d'Etat, USTL, Montpellier.
- Tramer, E.J. 1969. Bird species diversity : components of Shannon's formula. Ecology 50, 927-929.
- Treubgov, S.S. 1941. Les forêts vierges montagnardes des Alpes dinariques. Causse, Graille et Castelnau, Montpellier.
- Triat-Laval, H. 1978. Contribution pollenanalytique à l'histoire tardi- et post-glaciaire de la végétation de la basse vallée du Rhône. Thèse Fac. Sci. Aix-Marseille III.
- Tricart, J. 1974. Existence de périodes sèches au Quaternaire en Amazonie et dans les régions voisines. Rev. Géomorphol. Dyn. 23, 145-158.
- Tricart, J. 1975. Influence des oscillations climatiques récentes sur le modelé en Amazonie orientale (région de Santarem) d'après les images au radar latéral. Z. Geomorphol. N.F. 19, 140-163.
- Turcek, F.J. 1961. Ökologische Beziehungen der Vögel und Gehölze. Bratislava.
- Turcek, F.J. 1972. Birds and mammals in succession of terrestrial ecosystems. Misc. Rep. Yamashina Inst. Ornith. 6, 401-409.
- Turcek, F.J. and Kelso, L. 1968. Ecological aspects of food transportation and storage in the Corvidae. Comm. Behav. Biol., Part A, vol. 1, 277-297.
- UDVARDY, M.D.F. 1969. Dynamic Zooogeography. Reinhold, New York.
- van VALEN, L. 1965. Morphological variation and width of ecological niche. Am. Nat. 99, 377-399.
- van Valen, L. 1973. Pattern and the balance of nature. Evol. Theory 1, 31-49.
- Valentine, J.W. and Moores, E.M. 1970. Plate tectonics, regulation of faunal diversity and sea level: a model. Nature (Lond.) 228, 657-659.
- Vandermeer, J.H. 1969. The competitive structure of communities: an experimental approach with protozoa. Ecology 50, 362-371.
- Vandermeer, J.H. 1972. Niche theory. Ann. Rev. Ecol. Syst. 3, 107-132.
- Vanlerberghe, F. 1984. Analyse biochimique de l'interaction semi-spécifique entre Mus musculus domesticus et Mus musculus musculus en Europe orientale. D.E.A., USTL, Montpellier.
- Vanzolini, P.E. and Williams, E.E. 1970. South America anoles: the geographic differentiation and evolution of the Anolis chrysiolepis group (Sauria, Iguanidae). Arq. Zool. J. Sao Paulo 19, 1-240.
- Vaurie, C. 1950. Notes on some Asiatic nuthatches and creepers. Amer. Mus. Novitates N° 1472, 39 pp.
- Vaurie, Ch. 1951. Adaptive differences between two sympatric species of Nuthatches (Sitta). Proc. X Int. Orn. Congr. Uppsala, 163-166.
- Vaurie, Ch. 1959-1965. The Birds of the Palearctic Fauna. Vol. I: Passeriformes, vol. II: non Passeriformes. Witherby, London.
- Vernet, J.-L. 1973. Etude sur l'histoire de la végétation du sud-est de la France au Quaternaire d'après les charbons de bois principalement. Paléobiologie continentale 4, 1-90.
- Vernet, J.-L. 1979. Le milieu végétal à la fin du Würm, de 15000 à 8000 BC d'après les charbons de bois. Coll. Int. CNRS 271, 55-59.

- Vernet, J.L. 1980. La végétation du bassin de l'Aude, entre Pyrénées et massif central, au Tardiglaciaire et au Postglaciaire d'après l'analyse anthracologique. Rev. Paleobot. Palynol. 30, 33-55.
- Vigne, J.D. 1983. Les mammifères terrestres non volants du Post-glaciaire de la Corse. Thèse 3<sup>e</sup> cycle, Univ. Paris VI, Paris.
- Voous, K.H. 1960. Atlas of European Birds Nelson, Edinburgh.
- Vrba, E.S. 1983. The effect hypothesis: a new model of how trends evolve. Pages 239-246 in J. Chaline (ed.). Modalités et Rythmes de l'Evolution. CNRS, Paris.
- Vuilleumier, F. 1968. Population structure of the *Asthenes flammulata* superspecies (Aves: Furnariidae). Breviora 297, 1-21.
- Vuilleumier, F. 1970. Insular biogeography in continental regions. I. The Northern Andes of South America. Am. Nat. 104, 373-388.
- Vuilleumier, F. 1973. Insular biogeography in continental regions. II. Cave faunas from Tesin, Southern Switzerland. Syst. Zool. 22, 64-76.
- Vuilleumier, F. 1976. La notion d'espèce en ornithologie. Pages 29-65 in Ch. Bocquet, J. Générmont et M. Lamotte, (eds.). Les problèmes de l'Espèce dans le Règne Animal. Tome 1. Soc. Zool. Fr., Paris.
- Vuilleumier, F. 1977a. Suggestions pour des recherches sur la spéciation des oiseaux en Iran. La Terre et la Vie 31, 459-488.
- Vuilleumier, F. 1977b. Qu'est-ce que la biogéographie? C.R. Soc. Biogéogr. 475, 41-66.
- Vuilleumier, F. 1977c. Barrières écogéographiques permettant la spéciation des oiseaux des hautes Andes. Publ. Lab. Zool. Ecol. Norm. Sup. 9, 29-51.
- Vuilleumier, F. 1979. La niche de certains modélisateurs: paramètres d'un monde réel ou d'un univers fictif? La Terre et la Vie 33, 375-423.
- Vuilleumier, F. 1980. Reconstructing the course of speciation. Acta XVII Congr. Int. Ornith., Berlin, 1296-1301.
- Vuilleumier, F. and Simberloff, D. 1980. Ecology versus history as determinants of patchy and insular distribution in high Andean birds. Evol. Biol. 12, 235-379.
- WALLACE, A.R. 1876. The Geographical Distribution of Animals. 2 vol. Macmillan, London.
- Walsberg, G.E. 1975. Digestive adaptations of *Phainopepla nitens* associated with the eating of mistletoe berries. Condor 77, 169-174.
- Wamer, N.O. 1978. Avian diversity and habitat in Florida: an analysis of peninsular diversity gradients. Ph. Dr. Thesis, Florida State Univ., Tallahassee.
- Ward, P. 1965. Feeding ecology of the Black-faced Dioch *Quelea quelea* in Nigeria. Ibis 107, 173-214.
- Watson, G. 1962. Three sibling species of *Alectoris* Partridges. Ibis 104, 353-367.
- Watson, G. 1964. Ecology and evolution of passerine birds on the islands of the Aegean Sea. Ph. Dr. Thesis, Yale Univ, New Haven, Connecticut.
- Wesolowsky, T. 1981. Population restoration after removal of Wrens (*Troglodytes troglodytes*) breeding in Primaeval Forest. J. Anim. Ecol. 50, 809-814.
- Wesolowski, T. 1983. The breeding ecology and behaviour of Wrens living under primaeval and secondary conditions. Ibis 125, 499-515.
- West, D.C., Shugart, H.H. and Botkin, D.B. 1981. Forest Succession. Concepts and Applications. Springer Verlag, New York.
- Wheelwright, N.T. and Orians, G.H. 1982. Seed dispersal by animals: contrasts with pollen dispersal, problems of terminology, and constraints on coevolution. Am. Nat. 119, 402-413.
- Whitcomb, R.F. 1977. Island biogeography and "habitat islands" of eastern forest. Amer. Birds 31, 3-5.
- Whitcomb, R.F., Lynch, J.F., Opler, P. A., and Robbins, C.S. 1976. Island biogeography and conservation: strategy and limitations. Science 193, 1030-1032.
- Whitcomb, R.F., Robbins, C.S., Lynch, J.F. et al. 1981. Effects of forest fragmentation on avifauna of the eastern deciduous forest. Pages 125-205 in R.L. Burgess and D.M. Sharpe (eds.). Forest Island Dynamics in Man-dominated Landscape. Springer, New York.
- White, M.J.D. 1978. Chain processes in chromosomal speciation. Syst. Zool. 27, 285-298.
- White, P.S. 1979. Pattern, process and natural disturbance in vegetation. Bot. Rev. 45, 229-299.
- Whitmore, T.C. 1975. Tropical Rain Forest of the far East. Clarendon Press, Oxford.
- Whitmore, T.C. 1978. Gaps in the forest canopy. Pages 639-659 in P.B. Tomlinson and M.H. Zimmerman, (eds.). Tropical Trees as living Systems. Cambridge Univ. Press.
- Whittaker, R.H. 1953. A consideration of climax theory: the climax as a population and pattern. Ecol. Monogr. 23, 41-78.
- Whittaker, R.H. 1965. Dominance and diversity in land plant communities. Science 147, 213-251.
- Whittaker, R.H. 1975 (2nd ed.). Communities and Ecosystems. MacMillan, New York.



- Whittaker, R.H. and Levin, S.A. 1975. Niche, Theory and Application. Benchmark papers in ecology. Vol. 3. Dowden, Hutchinson and Ross, Stroudsburg, Pa.
- Whittaker, R.H., Levin, S.A. and Root, R.B. 1973. Niche, habitat, and ecotope. Am. Nat. 107, 321-338.
- Wiens, J.A. 1976. Population responses to patchy environments. An. Rev. Ecol. Syst. 7, 81-120.
- Wiens, J.A. 1977. On competition and variable environments. Am. Sci. 65, 590-597.
- Wiens, J.A. 1983. Avian community ecology: an iconoclastic view. Pages 355-403 in A.H. Brush and G.A. Clark (eds.). Perspectives in Ornithology. Cambridge Univ. Press, Cambridge.
- Wiens, J.A., and Rotenberry, J.T. 1981. Censusing and the evaluation of avian habitat occupancy. Stud. Avian Biol. 6, 522-532.
- Williams, C.B. 1951. Intra-generic competition as illustrated by Moreau's records of East African birds. J. Anim. Ecol. 20, 246-253.
- Williams, C.B. 1964. Patterns in the Balance of Nature. Academic Press, New York.
- Williams, G.C. 1966. Natural selection, the costs of reproduction, and a refinement of Lack's principle. Am. Nat. 100, 687-690.
- Williamson, M. 1972. The Analysis of Biological Populations. Edward Arnold, London.
- Williamson, M. 1981. Island Populations. Oxford Univ. Press.
- Willis, E.O. 1966. Competitive exclusion in birds of fruiting trees in western Colombia. Auk 83, 479-480.
- Willis, E.O. 1974. Populations and local extinctions of birds on Barro Colorado. Ecol. Monogr. 44, 153-169.
- Willis, E.O. and Eisenmann, E. 1979. A revised list of birds on Barro Colorado Island. Panama. Smithson. Contrib. Zool. 291, 1-31.
- Wilson, E.O. 1969. The species equilibrium. Pages 38-47 in G.M. Woodwell and H.H. Smith (eds.). Diversity and Stability in Ecological Systems. Brookhaven Symp. Biol. 22.
- Wilson, E.O. and Bossert, R. 1971. A Primer of Population Biology. Sinauer, Mass.
- Wilson, E.O. and Simberloff, D. 1969. Experimental zoogeography on islands. Defaunation and monitoring techniques. Ecology 50, 267-278.
- Wilson, E.O. and Willis, E.O., 1975. Applied biogeography. Pages 522-534 in M.L. Cody and J.M. Diamond (eds.). Ecology and Evolution of Communities. Harvard Univ. Press, Cambridge, Mass.
- Wilson, J. 1977. Some breeding bird communities of sessile oak woodlands in Ireland. Pol. Ecol. Stud. 3, 245-256.
- Winkler, D.W. and Walter, J.R. 1983. The determination of clutch-size in precocial birds. Pages 33-68 in R.F. Johnston (ed.). Current Ornithology. Plenum Press, New York.
- Wright, H.E. 1974. Landscape development, forest fires and wilderness management. Science 186, 487-495.
- Wright, H.E. 1976. The environmental settling for plant domestication in the Middle East. Science 194, 385-389.
- Wright, S. 1931. Evolution in Mendelian populations. Genetics 16, 97-15.
- YEATHMAN, L. 1976. Atlas des Oiseaux nicheurs de France. Soc. Orn. France et Ministère de la Qualité de la Vie, Paris.
- Yeaton, R.I. 1974. An ecological analysis of chaparral and pine forest bird communities on Santa Cruz Island and mainland California. Ecology 55, 959-973.
- Yeaton, R.I. and Cody, M.L. 1974. Competitive release in island Song Sparrow populations. Theor. Popul. Biol. 5, 42-58.
- ZARTET, T. 1980. Predation and Freshwater Communities. Yale Univ. Press, New Haven, Conn.
- Zbinden, N. and Blondel, J. 1981. Zu Raumnutzung, Territorialität und Legebeginn Mediterraner Grasmücken *Sylvia melanocephala*, *S. undata*, *S. cantillans*, *S. hortensis*) in Südfrankreich. Der Ornithol. Beob. 78, 217-231.
- van Zeist, W.v. 1967. Late Quaternary vegetation history of western Iran. Rev. Palaeobot. Palynol. 2, 313-318.
- Zimmerman, K. 1949. Zur Kenntnis der mittle europäischen Hausmause. Zool. Jahrb. (Syst.) 78, 301-322.

## INDEX

**ADN** (hybridation d'), 13, 15, 16, 34, 56.  
**Allocation d'énergie**, 172, 180, 191.  
**Amplitude d'habitat**, 73, 145, 146.  
**Anagénèse**, 14, 15.  
**Analyse factorielle des correspondances**, 71-78, 146, 170.  
**Anémochore**, 116-118, 120, 121, 154.  
**Appauvrissement insulaire**, 28, 44, 51, 128, 141, 144, 145, 151.  
**Aptérisme**, 153, 155.  
**Autochore**, 115.

### **BANQUE DE GRAINES**, 113.

**Barochore**, 121.  
**Bialowieza (forêt de)**, 44, 45, 92, 93, 105, 106, 108, 124-129, 130, 133, 160, 162.  
**Biogéographie**  
    écologique, 3, 98.  
    historique, 3, 5, 24, 30, 32-64.  
    insulaire, 4, 133, 135-177.  
    régionale, 65, 96, 98, 110, 133, 135.  
**Biologie des populations**, 2, 30, 31, 115, 149, 178, 182.

**Biosystématique**, 30, 33, 34, 180.  
**Biotope**, 21, 25, 27, 28, 31, 65-73, 75, 78, 80-83, 90-92, 96, 98, 108, 112, 113, 115, 116, 119, 122-124, 129, 131, 132, 134, 143, 145, 154, 158, 188.

### **CENTRE D'ORIGINE**, 9, 17, 18.

**Chablis**, 8, 105-106, 107, 125, 130.  
**Chaparral**, 106.  
**Chauve-souris**, 119, 141, 151, 157.  
**Cinétique démographique**, 99, 172, 176, 179, 188.  
**Cladogénèse**, 14, 15, 157.  
**Cladogramme**, 15, 16.  
**Clairière**, 104, 112, 114, 129.  
**Climax**, 60, 110, 111.  
**Coadaptation**, 117-119, 121, 123, 177, 178, 180-182, 192, 193.

**Coévolution**, 79, 117, 123, 169.  
**Coexistence**, 82, 83, 88, 89, 91, 92, 94, 136, 169, 188.  
**Colonisation**, 7, 11, 23, 25, 30, 80, 99, 104, 106, 111, 115, 116, 119, 122, 125, 130-132, 136, 137, 139-141, 148, 150-164.  
**Communauté**  
    fermée, 143.  
    sursaturée, 162, 163.  
**Compensation de densité**, 145.  
**Compétition**, 4, 18, 20, 23, 28, 30, 51, 65, 66, 78-88, 92-98, 101, 102, 104, 111, 114, 115, 120, 129, 137, 141, 144, 149, 154-161, 167-171, 174-175, 178, 179, 185, 193.  
    coefficient de, 7, 79, 169, 171.  
    diffuse, 80, 94, 143, 144.  
    interspécifique, 29, 51, 78, 80-83, 88-91, 94, 143, 144, 152, 170, 194.  
    intraspécifique, 20, 29, 94, 152, 173, 194.  
**Connectivité**, 99-102, 113, 118, 132, 134.  
**Conservation de la nature**, 99, 123, 133.  
**Convergence de caractères**, 82-85.

### **DEGRÉ D'ISOLEMENT**, 100, 101, 135, 136.

**Déplacement de caractère**, 41, 47, 82-83, 84, 144, 150, 154, 188.  
**Dérive des continents**, 11-13.  
**Dérive génétique**, 31.  
**Descripteur écologique**, 65, 70, 71.  
**Diaspore**, 104, 116-122, 154.  
**Dispersion**, 11, 16-18, 23, 30, 33, 37, 43, 51, 88, 89, 91, 93, 97-104, 107, 112-124, 127, 129, 133-136, 140-143, 149, 151-153, 158, 166, 175, 179, 184.  
**Distance génétique**, 13, 34, 56.  
**Divergence de caractères**, 82-83.  
**Diversité**, 1, 3, 5, 7, 32, 34, 43, 46, 66, 69, 70, 73, 80, 88, 103, 107-115, 141, 169.  
    alpha, 27, 70.

- physiographique, 25, 62, 63, 138, 143.  
 Drépanidés, 142, 157.  
 Durée de génération, 105, 174, 181, 187.
- ÉCHANTILLONNAGE**, 29, 66, 67, 75, 77, 129, 171.  
 Échelles de perception, 18, 21, **23-31**, 139, 188.  
 Écocomplexe, 99.  
 Écologie des paysages, 98, 99.  
 Effet de fondation, 31, 154.  
   de lisière, 98, 122, **129-130**.  
   de péninsule, 44, 124, 138.  
 Effort de reproduction, 114, 115, 172, 173, 176, 177, 180, 183, 184, 191-194.  
 Endozoochorie, 117-123.  
 Équilibres ponctuels, 8, 18.  
   dynamiques, 3, 5, 78, 129, **135-138**, 160-164.  
 Espèce, **33-34**.  
   allo-espèce, **34**, 39, 42, 47, 58.  
   groupe-espèces, **35**, 36, 39, 56, 57, 63.  
   espèces-jumelles, **34**, 38, 85.  
   semi-espèce, **34**, 36, 39, 41, 42, 47, 48, 49, 57, 82.  
   sous-espèce, **33**, **34**, 47, 56, 57.  
   super-espèce, **34**, 36, 39, 41, 42, 47, 49, 57, 58.  
 Espérance de vie, 113, 115, 173, 176, 179, 187, 191, 194.  
 Espérance de reproduction, 173, 181, 193.  
 Évolution convergente, 13, 30, 85, 86.  
 Exclusion compétitive, 10, 49, 88, 94, 96, 150, 169, 187.  
 Exozoochorie, 117.  
 Extinction, 10, 18, 23, 25, 30, 58, 93, 96, 99-107, 111, 113-115, 121, 127, 129-132, 136-138, 149, 152, 156, 158-163, 186, 187.
- FAUNE**, 9, 17, 30, 32, 40, 58, 69, 86, 96, 111, 125.  
 Fécondité, 93, 102, 113, 114, 116, 131, 152, 172-181, 184, 185, 187, 190-194.  
 Fonction incidente, 130.  
 Fragmentation (des forêts), 100, 108, 124, 130, 131, 138.
- GARRIGUE**, 44, 46, 60.  
 Génétique des populations, **103-104**, 173, 178, **179-182**.  
 Gondwana, 11, 12.  
 Gradient de diversité, **18-20**.  
 Gradualisme phylétique, 4, 8, 14, 18.  
 Grégarisme, 113, 114.  
 Groupe monophylétique, 13, 14, 32, 34, 35.  
 Guilde, 27, 29, 30, 45, 51, 80, 86, 94, 141, 154, 178, 182, 186.
- HÉTÉROGÉNÉITÉ**, 8, 18, 66, 67, 73, 79, 88, 89, 91, 97-101, 104-108, 112, 114, 133, 163, 184.
- Hybridation, 33, 35, 38, 40-42, 47-51, 84.  
 Hydrochorie, 116.  
 Hypothèse nulle, 3, 79, 80, 82, 86, 140, 158.
- IMMATURITÉ SEXUELLE**, 113, 173, 175, 176, 179.  
 Immigration, 23, 93, 100-102, 111, 127, 129, 132, 136-141, 151, 157-164, 184.  
 Incendie (= feu), 7, 105, **106**, 112.  
 Indice de diversité, 67, 69.  
 Insularité, 44, 115, **135-165**.  
 Interterritorialité, 83.  
 Introgression, 34, 35, 38, 47, 48.
- LAURASIE**, 11.  
 Léopard, 33, 82-84, 132, **183-184**.
- MAQUIS**, 44, 60.  
 Matorral, 44, 60, 60-64, 75, 77, 145.  
 Mésange, 29, 92, 94, 102, 103, 107, 120, 123, 129, 130, 147-149.  
 Métaclimax, **110-112**, 114.  
 Métapopulation, **99-104**, 111-113, 132.  
 Mortalité, 102, 174-176, 179, 183, 184, 192-194.  
 Mosaïque, 21, 28, 31, 61, 70, 73, 78, 81, **96-98**, 105, 107, 108, 111-116, 119, 122-124, 134, 135, 162, 163, 184.  
 Musaraigne, 29, 64, 149, 150.
- NICHE**, 7, 18-20, 29, 30, 70, 73, 78, 82, 89, 91-94, 97, 98, 143, 151, **167-172**, 179, 187.  
   chevauchement de, 169-171.  
   élargissement de, 143, 144, 146, 148, **152**, 153, 154, 157.  
   fondamentale, 168-170.  
   glissement de, 144, 150, 152.  
   largeur de, 169, 170.  
   réalisée, 168-170.
- ORNITHOCHORIE**, 118, 119.  
 Ouragan, 7, **106**, 107, 108.
- PANGÉE**, 7, 11, 13, 14.  
 Parapatric, 34.  
 Parasitisme, 30, 96, 167, 178, 179, 187, 191.  
 Partage des ressources, 18, 28-30, 78, 81, 83, 89, **91-93**, 95, 115, 139, 169, 172, 178.  
 Perturbation, 7, 8, 30, 78, 98, 102, **104-105**, 116, 122-125, 130, 132, 187, 188.  
 Phénétique, 15.  
 Pheromone, 186.  
 Phrygane, 44.  
 Phylogénie, 14, 15, 16, 22.  
 Phytosporie, 121-123.  
 Pinsons de Darwin, 82, 142, 157.  
 Plasticité phénotypique, 31, 179, 180, 188.  
 Pléistocène, 18, 32, 40, 42, 46-49, 51, 57, 58, 60-64, 150, 163.  
 Polymorphisme, 47, 103, 113, 155, 176.  
 Polytypisme, 33, 49, 50, 57.



Ponctualisme, 4.

Prédation, 20, 28, 30, 65, 66, 78, **88-95**, 96, 98, 101, 104, 118, 123, 128, 129, 149, 152, 155-158, 161, 167, 168, 176-181, 184.

Pression de sélection, 92, 104, 107, 108, 112, 114, 117, 124, 151, 167, 169, 178, 181.

Prévisibilité, 19, 20, 41, 100, 101, 105, 113, 114, 153, 156, 175-177, 184, 188, 192.

Processus

interactifs-associatifs, 6, 161.

macroévolutifs, 6, 8.

microévolutifs, 6, 8.

non-interactifs, 7, 161.

paléontologiques, 5, 7, 9, 22.

Profil démographique, 175-177, 180, 181.

Propagule, 104, 107, 111, 113, 115, 121, 136, 137, 151, 164, 174, 179.

**RADIATION ADAPTATIVE**, 14, 18, 51, 56.

Région, 9, 21, 24, 30, 31.

biogéographique, 11, 13, 22.

Régime de perturbations, 7, 30, 101, 107, 110, 111, 113, 122, 133, 163, 179.

Règles d'assemblage, 80.

Régulation

densité-dépendante, 114, 115, 172, 173, 175, 177.

densité-indépendante, 114, 172, 173, 175, 177.

Remplacement géographique, 81, 144, 150.

Renouvellement

démographique, 105, 113, 184.

d'espèces, 58, 110, 111, 126, 129, 136, 158-160, 162, 164, 187.

Richesse

à l'équilibre, 137, 161, 163.

cumulée, 67, 69, 70, 128.

ponctuelle, 67, 128.

régionale, 125, 163.

spécifique, 18, 21, 22, 24, 25, 40, 44, 69, 80, 92, 108, 126, 130, 132, 136, 139, 144, 145, 151, 161.

stationnelle, 65-69, 128.

totale, 27, 67, 69, 70, 129.

**SAISONNALITÉ**, 166, 192, 193.

Secteur, 21, 25, 27, 31, 65, 66, 69, 70, 72, 75, 139, 145.

Sélection directionnelle, 31, 151, 154.

de l'habitat, 28, 29, 77, 81, 83, 85, 97, 104, 141, 148, 151.

K, 20, 115, 173, 174-177, 184, 191.

normalisante, 9.

unité de, 182.

r, 115, 116, 173-177, 184, 191.

Sitta, 46, 47, 56, 75, 82, 120, 130, 148.

Souris, 38-40, 150.

Spéciation

allopatrique, 14, 17, 33, 35, 40.

parapatric, 33.

stasipatric, 33.

Stabilité, 88, 91, 97, 100, 103, 104, 110, 112, 119, 128, 129, 152, 173, 175, 177, 192.

Stase, 8, 9.

Station 21, 27, 29, 31, 66.

Stratégie adaptative, 8, 29, 30, 104, 107, **166-169**, 171, 172, **177-182**, 183, 188, 194.

Stratégie démographique, 112, 115, **172-177**.

Structure

des peuplements, **67**, **78-95**, 144, 158, 169, 187, 188.

populationnelle de l'espèce, **33-35**, 38.

Succession, 6, 7, 25, 28, 30, 31, 45, 46, 73, 75-77, 106, 107, **110-112**, 122, 145-147.

Survie, 114, 115, 133, 152, 172-176, 180, 192-194.

Sylviculture, 107, 108.

Sympatrie, 17, 38, 42, 51, 82, 83, 85.

Syndrome

de coadaptation, 117, 120, 123.

d'insularité, 28, 75, **135**, 151, **157-158**, 164, 188.

Syntopique, 38, 51, 185.

Synzoochorie, 117, 120, 122, 123.

Système population-environnement, 2, 6, 30, 111, 115, 166, 172, 178, 179, 188, 194.

Systématique

cladistique, 14, 15, 17.

évolutive, 14, 15, 17.

**TECTONIQUE DES PLAQUES**, 5, 11.

Trait démographique (ou d'histoire naturelle), 29, 92, 93, 100, 101, 107, 108, 151, 166, 172, 175-181, 183, 185, 188, 194.

**VAGABONDAGE**, 113, 114, 160, 175.

Vague de froid, 102, 105, 107.

Vicariance, 15, 16, 17, 43, 150.

Voisinage, 29, 97, 99, 100, 102-104, 111, 114, 119, 182, 185.

MASSON, Éditeur  
120, bd Saint-Germain  
75280 Paris Cedex 06  
Dépôt légal : septembre 1986

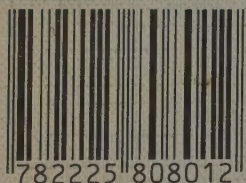
CORLET, Imprimeur, S.A.  
14110 Condé-sur-Noireau  
N° d'Imprimeur : 7815  
Dépôt légal : juillet 1986





## COLLECTION D'ÉCOLOGIE

20. BIOGÉOGRAPHIE ÉVOLUTIVE, par J. BLONDEL.
19. ECOSYSTÈMES PÉLAGIQUES MARINS, par G. JACQUES et P. TRÉGUER.
18. ANALYSE FRÉQUENTIELLE DE L'ÉCOLOGIE DES ESPÈCES DANS LES COMMUNAUTÉS, par Ph. DAGET et M. GODRON.
17. STRATÉGIES D'ÉCHANTILLONNAGE EN ÉCOLOGIE, par S. FRONTIER.
16. ÉCOLOGIE DU PLANCTON DES EAUX CONTINENTALES, par R. POURRIOT et coll.
15. BIOGÉOGRAPHIE ET ÉCOLOGIE, par J. BLONDEL.
14. INTRODUCTION A LA THÉORIE ÉCOLOGIQUE, par J. VIEIRA DA SILVA.
13. ÉCOLOGIE NUMÉRIQUE. La structure des données écologiques, par L. et P. LEGENDRE.
12. ÉCOLOGIE NUMÉRIQUE. Le traitement multiple des données écologiques, par L. et P. LEGENDRE.
11. ÉCOÉTHOLOGIE, par J.-Y. GAUTIER et coll.
10. PALÉOÉCOLOGIE, par J. ROGER.
9. ÉCOTOXICOLOGIE, par F. RAMADE.
8. LES MODÈLES MATHÉMATIQUES EN ÉCOLOGIE, par J. DAGET.
7. INTRODUCTION A L'ÉCOLOGIE CHIMIQUE, par M. BARBIER.
6. DYNAMIQUE DES POPULATIONS, par R. DAJOZ.
5. DIAGNOSTIC PHYTOÉCOLOGIQUE. Application du diagnostic phytoécologique, par G. LONG.
4. DIAGNOSTIC PHYTOÉCOLOGIQUE. Principes généraux et méthodes, par G. LONG.
3. ÉCOLOGIE DU PLANCTON MARIN. Le zooplancton, par P. BOUGIS.
2. ÉCOLOGIE DU PLANCTON MARIN. Le phytoplancton, par P. BOUGIS.
1. PHYTOSOCIOLOGIE, par M. GUINOCHE.



9 782225 808012

ISBN: 2-225-80801-5